

**Univerzita Karlova v Praze, přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



**Kateřina Fiurašková**

**Vliv steroidních hormonů a hormonální antikoncepce na  
partnerské preference žen**

Effect of steroid hormones and hormonal contraception use on women's mate preferences

**Bakalářská práce**

**Školitel: doc. Mgr. Jan Havlíček, Ph.D.**

Praha 2016

**Prohlášení:**

Prohlašuji, že jsem tuto závěrečnou práci zpracovala samostatně s pomocí uvedených zdrojů a literatury. Tato práce ani její podstatná část nebyla použita k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze 19.8.2016

Podpis

**Poděkování:**

V první řadě bych ráda poděkovala mému školiteli doc. Mgr. Janu Havlíčkovi Ph.D. za jeho čas věnovaný mé práci, cenné rady, připomínky a vždy milý přístup. Dále patří poděkování mé rodině, příteli a mým přátelům za jejich podporu všech možných podob.

## **Abstrakt**

Předmětem této práce jsou partnerské preference žen a jejich souvislost se steroidními hormony a užíváním hormonální antikoncepce. Výsledky studií ukazují, že hladiny steroidních hormonů ovlivňují některé partnerské preference. Byly zjištěny změny v preferencích v průběhu menstruačního cyklu v důsledku kolísání hladin steroidních hormonů a také rozdílné preference jednotlivých žen, které se liší v hladinách některých steroidních hormonů. Užívání hormonální antikoncepce má vliv na přirozeně kolísající hladiny steroidních hormonů a v důsledku toho se předpokládá také její vliv na preference žen. V poslední době se vědci stále více zabývají touto problematikou. Bylo například zjištěno, že ženy užívající hormonální antikoncepci preferují muže, kteří jsou odlišní v genech MHC a neobjevují se u nich cyklické změny v preferencích v průběhu cyklu. Objevují se spekulace, zda by volba partnera ovlivněná hormonální antikoncepcí mohla mít vliv například na spokojenost ve vztahu. Podle tzv. kongruenční hypotézy, lze očekávat snížení spokojenosti ve vztahu v případě, že aktuální stav užívání antikoncepce je nekongruentní v porovnání s obdobím vzniku nynějšího partnerského vztahu. Cílem práce je shrnout výsledky dosavadních studií, kriticky je zhodnotit a navrhnout směřování dalšího výzkumu.

**Klíčová slova:** atraktivita, partnerské preference, steroidní hormony, hormonální antikoncepce, člověk

## **Abstract**

The purpose of this work is to find connection between women's mate preferences and steroid hormones and hormonal contraception. Studies have shown that levels of steroid hormones affect preference of mates of certain women. Changes were found in the preferences during the menstrual cycle due to fluctuations of steroid hormone levels and different preferences of individual women, which differ in the levels of certain steroid hormones. Hormonal contraception affects naturally fluctuating levels of steroid hormones and consequently it is assumed that it also effects women's preferences. Lately, scientists are increasingly looking into this issue. For example, it was found that women taking hormonal contraceptives prefer men who have different MHC genes and that women taking hormonal contraceptives do not manifest cyclical changes in preferences over the cycle. There are speculations that the choice of a partner affected by hormonal contraceptives may have an effect on, for example, relationship satisfaction. The so-called congruent hypothesis is proclaiming that we might expect slight reduction of relationship satisfaction if the current status of the use of contraceptives is in incongruence in comparison with the period of formation of the current relationship. The aim of this work is to summarize the results of previous studies, critically evaluate them and propose a direction for further research.

**Key words:** attractiveness, mate preferences, steroid hormones, hormonal contraception, human

# Obsah

|   |        |
|---|--------|
| 1. Úvod.....  | 1      |
| 2. Teoretické zakotvení práce.....                              | 2      |
| 2.1. Teorie dobrých genů a teorie handicapu.....                | 2      |
| 2.2. Preference.....  | 3      |
| 2.2.1. Homogamie.....   | 3      |
| 2.2.2. heterogamie a komplementarita.....                       | 4      |
| 3. Role MHC v partnerských preferencích.....                    | 5      |
| 3.1. Projevy MHC.....   | 5      |
| 3.2. MHC a výběr partnera.....                                  | 6      |
| 3.1.1. MHC a tělesná vůně.....                                  | 7      |
| 3.1.2. MHC a atraktivita tváře.....                             | 8      |
| 3.1.3. Míra sdílení MHC genů u skutečných párů.....             | 9      |
| 4. Menstruační cyklus.....                                      | 10     |
| 4.1. Průběh menstruačního cyklu a hormonální regulace.....      | 11     |
| 4.2. Duální ženská sexualita.....                               | 12     |
| 4.3. Změny preferencí v průběhu menstruačního cyklu.....        | 13     |
| 4.4. Interindividuální rozdíly v preferencích žen.....          | 19     |
| 5. Vliv hormonální antikoncepce.....                            | 19     |
| 5.1. Mechanismus fungování a druhy hormonální antikoncepce..... | 20     |
| 5.2. Vliv hormonální antikoncepce na preference žen.....        | 21     |
| 5.3. Kongruenční hypotéza.....                                  | 23     |
| 6. Závěr.....   | 25     |
| <br>Seznam použité literatury.....                              | <br>27 |

# 1. Úvod

V posledních přibližně dvaceti letech se objevily studie, které potvrzují existenci změn v preferencích v průběhu menstruačního cyklu v důsledku cyklického kolísání hladin steroidních hormonů. Jedná se o posun v preferencích ve fertilní fázi směrem k jedincům, kteří vykazují znaky poukazující na jeho genetickou kvalitu, tedy například znaky spojené s vyšší hladinou testosteronu, maskulinitu tváře a hlasu nebo také určité behaviorální projevy jako je dominance nebo soutěživost. Mimo fertilní fázi jsou pak preference spíše pro vlastnosti, které má partner vhodný pro dlouhodobý vztah, tedy především ochotu investovat čas a zdroje do péče o potomky. Tento posun v preferencích v průběhu menstruačního cyklu bývá považován za adaptivní mechanismus, který se vytvořil za účelem zvýšení reprodukčního úspěchu. Za adaptivní jsou považovány také preference pro geneticky kompatibilního partnera v genech MHC. Tyto geny hrají klíčovou roli ve fungování imunitního systému, výběr partnera odlišného v těchto genech je důležitý pro životaschopnost a další reprodukci potomků, čímž přispěje ke zvýšení vlastního reprodukčního úspěchu. Na druhé straně převládající názor evolučních psychologů na cyklické změny v průběhu cyklu jakožto adaptivní mechanismus není jediným přístupem k této problematice a někteří autoři už přišli s alternativním vysvětlením, které podněcuje k dalšímu bádání a diskuzím.

Ukázalo se, že užívání hormonální antikoncepce má vliv na partnerské preference. Hormonální antikoncepce způsobuje inhibici ovulace a nedochází tak k přirozenému kolísání hormonálních hladin v cyklu. Ženy užívající hormonální antikoncepci vykazují nižší preference pro méně geneticky kvalitní a kompatibilní muže, než přirozeně cyklující ženy ve fertilní fázi. V důsledku těchto zjištění se objevují mnohé spekulace o tom, jaké dopady by mohl mít výběr partnera pod vlivem hormonální antikoncepce, například co se týká spokojenosti ve vztahu, stability vztahu nebo úspěšnosti početí, nicméně empirická podpora je zatím v tomto ohledu nedostatečná. Nicméně vzhledem k stále vzrůstajícímu počtu žen, které hormonální antikoncepci užívají, je důležité, aby se vědci této problematice dále věnovali.

Na začátek tato práce představuje teoretický úvod do tématu, týkající se ženských preferencí. Další kapitola pojednává o genech MHC, o jejich roli v pohlavním výběru a shrnuje dosavadní studie na toto téma. Následující kapitola představuje fungování menstruačního cyklu a jeho hormonální regulaci a poté shrnuje dosavadní studie zabývající se změnami preferencí v průběhu menstruačního cyklu. V poslední kapitole se práce věnuje studiím vlivu hormonální antikoncepce na partnerské preference a také tzv. kongruenční

hypotéze. S partnerskými preferencemi žen úzce souvisí také změny v sexualitě žen a jejich vlastní atraktivitě v průběhu cyklu, kterými se vědci také zabývají, ty však nejsou předmětem této práce, protože by přesáhly její rozsah. Práce se proto omezuje pouze na partnerské preference žen a má za cíl shrnout výsledky dosavadních studií, zhodnotit je a navrhnout směřování dalšího výzkumu v této oblasti. V návaznosti na tuto práci bych ráda v tomto tématu, konkrétně zaměřeném na vliv shody v užívání hormonální antikoncepce v době seznámení a aktuálním užívání na spokojenost ve vztahu, pokračovala ve své diplomové práci.

## **2. Teoretické zakotvení práce**

První, kdo přišel s myšlenkou pohlavního výběru, byl v devatenáctém století Charles Darwin. Pohlavní výběr vysvětluje tak, že jedinci jednoho pohlaví preferují při výběru partnera určité znaky a ty se tak předávají do dalších generací a zvyšuje se jejich výskyt v populaci. Tyto znaky pak zvyšují biologickou zdatnost jedince na úkor jedinců, kteří je nemají (Darwin, 2005).

Evoluční psychologové předpokládají, že lidská psychika prochází evolučním procesem a stejně tak jako různé tělní orgány se skládá z mnoha speciálních adaptací (Barkow et al., 1992). Výběr partnera je velmi důležitý z hlediska reprodukce, je tedy předpoklad, že se v tomto směru vytvořilo mnoho adaptací (Pillsworth & Haselton, 2006).

### **2.1. Teorie dobrých genů a teorie handicapu**

Ženy mohou zvýšit svůj reprodukční úspěch tím, že si budou vybírat partnery na základě tzv. „dobrých genů“, tedy znaků poukazujících na mužovu genetickou kvalitu a to tak, že tyto dobré geny a výhody z nich vyplývající získají její potomci (Hamilton & Zuk, 1982).

Jedním z indikátorů genetické kvality je míra flukтуаční asymetrie jako projev vývojové nestability, kdy dochází v důsledku environmentálních nebo genetických faktorů, mutací nebo působením patogenů k nepřesné expresi vývojového plánu, což se projeví odchylkami od dokonalé symetrie bilaterálních znaků (Gangestad & Simpson, 2000). Také se ukázalo, že existuje vztah mezi flukтуаční asymetrií a biologickou zdatností jedince (Møller & Thornhill, 1998), tedy více symetričtí muži mají vyšší fitness než méně symetričtí muži.

Dalším znakem poukazujícím na genetickou kvalitu a je tedy pro ženy atraktivní je maskulinita tváře – sekundární pohlavní znaky tváře jako jsou výraznější čelisti, brada a lící kosti (Scheib et al., 1999) (Thornhill et al., 1993). Dále pak ženy u mužů preferují hluboký hlas (Feinberg et al., 2005)

Expresí těchto znaků je ovlivněna mužským pohlavním hormonem testosteronem (Pound, 2009). Testosteron se však vyznačuje svými imunosupresivními účinky, proto si ho mohou dovolit pouze ti jedinci, kteří jsou natolik geneticky kvalitní, že se navzdory jeho imunosupresivitě dokážou vyrovnat s infekcemi a zůstat zdraví a atraktivní (Hillgarth & Wingfield, 1997). To je v souladu s teorií handicapu, která říká, že projevy genetické kvality musí být natolik energeticky nákladné, aby nebylo možné, že je geneticky slabší jedinec napodobí, na druhou stranu, tyto znaky svojí nákladností mohou snížit kvalitu jejich nositele (Zahavi, 1975). Bylo také zjištěno, že hladina testosteronu a s ním související rozvoj maskulinních znaků pozitivně koreluje s dlouhodobým zdravotním stavem jedince (Rhodes, 2003).

## **2.2. Preference**

Je třeba zmínit, že ne vždy preference odpovídají reálnému výběru, který je ovlivněn mnoha různými faktory. Lidé často musí dělat kompromisy kvůli v důsledku konkurence, co se jejich preferencí týká (Buss & Schmitt, 1993). Navíc lidé nevědomě či vědomě nemusí vypovídat o svých preferencích dle pravdy, mohou například odpovídat dle toho, co si myslí, že chce tazatel slyšet nebo sami nemají jasné představy o svých preferencích.

### **2.2.1. Homogamie**

Termínem homogamie se označuje podobnost mezi partnery. Může k ní docházet prostřednictvím nenáhodného párování nebo konverencí v průběhu společného soužití. Nenáhodným párováním tak, že si jedinci vybírají svého partnera na základě podobných fenotypových znaků a vlastností (Ask, 2013). Podobnost partnerů byla pozorována v mnoha různých aspektech od fyzických a vzhledových vlastností až po vlastnosti jako jsou vzdělání, intelektuální schopnosti, věk nebo povahové rysy (Keller, 1996).

Jedno z možných vysvětlení existence homogamie je založeno na teorii příbuzenského výběru. Jde o to, že rozpoznáním genetické podobnosti s určitým jedincem a následným altruistickým chováním vůči němu vede ke zvýšení vlastní inkluzivní fitness. Navíc se s homogamií zvýší množství genů sdílených mezi rodiči a dětmi a tím spíše se dostanou do



dalších generací. (Thiessen & Gregg, 1980). Nicméně míra homogamie by měla být pouze taková, aby bylo předáno co nejvíce genů do další generace, ale zároveň aby nedošlo k inbreedingu a problémům z něj vyplývajících (Thiessen & Gregg, 1980).

Bylo pozorováno, že jedinci preferují stejné nebo podobné vlastnosti, které mají jejich rodiče. To podporuje teorii, že by za vznikem homogamie mohl být sexuální imprinting. (Bereczkei et al., 2002). Sexuální imprinting je proces učení popsáný etologem Konrádem Lorenzem (1965), který spočívá v tom, že si jedinec během senzitivní periody vtiskne charakteristickou podobu a vlastnosti svého rodiče a v dospělosti pak preferuje podobné vlastnosti při výběru svého partnera.

Výzkumy prokázaly, že jsou tyto preference závislé na vztahu s rodiči. Například z jedné studie vyšlo, že ženy mužů, kteří měli v dětství dobrý vztah se svou matkou, jsou jejich matkám podobnější (Bereczkei et al., 2002). V další studii ženy hodnotily jako atraktivnější tváře mužů, kteří byli podobní jejich otcům, jejich hodnocení také záviselo na tom, jestli měli v dětství s otcem dobrý vztah (Wiszevska et al., 2007). Že se to neomezuje jen na biologické rodiče ukázala studie, z níž vyšlo najevo, že ženy z adoptivních rodin preferují muže podobné jejich nevlastním otcům (Bereczkei et al., 2010). Ne vždy se však ukázal vliv pozitivního vztahu s rodičem na preference. V jiné studii si totiž muži vybíraly partnerky podobné jejich matce v případě, že s matkou příliš dobrý vztah neměli (Bereczkei et al., 2010).

### **2.2.2. Heterogamie a komplementarita**

Heterogamie naopak k homogamii označuje výběr na základě odlišnosti. Výhodou preferování odlišného partnera by mohlo být například vyhnutí se inbreedingu (Penn & Potts, 1999) nebo zajištění větší variability v genech MHC, které jsou zodpovědné za funkci imunitního systému. Větší variabilita v těchto genech tedy zajistí odolnější imunitní systém, který si poradí s větším spektrem patogenů. Nicméně se stává, že znaky považované zpočátku za atraktivní jsou později vnímány jako negativní a heterogamní vztahy trvají kratší dobu než vztahy homogamní (Felmlee, 2001).

Jiný případ, kdy jsou partneři odlišní představuje komplementarita, která je založena na tom, že se partneři v určitých vlastnostech doplňují, příkladem může být dominance a submisivita (Štěrbová & Valentová, 2012) a dále například odlišnost v MHC genech, kde je komplementarita celkem zásadní.

### 3. Role MHC v partnerských preferencích

MHC, tedy hlavní histokompatibilní komplex, u lidí označovaný HLA (*human leukocyte antigen*), je úsek genů kódující MHC glykoproteiny I. a II. třídy, které jsou schopny rozpoznávat vlastní bílkoviny nebo jiné částice od cizích a hrají tak klíčovou roli v imunitním systému obratlovců (Penn & Potts, 1999). MHC geny jsou tedy zodpovědné za specifickou imunitu, MHC geny I. třídy jsou schopny rozeznat vnitrobuněčné patogeny jako například viry a vyskytují se na povrchu všech jaderných buněk, zatímco MHC geny II. Třídy rozpoznávají napadení extracelulárními patogeny a jsou pouze u antigen prezentujících buněk. Pomocí MHC tedy napadená buňka prezentuje antigen T-lymfocytům, dojde k jejich proliferaci a začnou vytvářet protilátky.

Pro MHC geny je charakteristický jejich vysoký polymorfismus. Jedním z mechanismů vzniku polymorfismu se uvádí frekvenčně závislá selekce a s tím související koevoluce hostitele s patogeny a také tzv. výhoda vzácné alely, kdy jedinec, který jí má se spíše ubrání patogenu (Penn et al., 2002). Další možností by mohla být výhoda heterozygotů, která spočívá v tom, že heterozygot má více různých alel MHC genů, jejichž projev je kodominantní, tedy mají větší variabilitu imunitního systému a snáze se ubrání širšímu spektru patogenů (Carrington et al., 1998). Dále může být polymorfismus udržován pohlavním výběrem, kdy si jedinci buď vybírají partnera s odlišnými MHC geny, aby jeho potomci byli více odolní vůči infekcím a naopak rozpoznají příbuzné jedince a mohou se tak vyhnout inbreedingu a nevýhodám, které z něj plynou (Potts & Wakeland, 1990).

#### 3.1. Projevy MHC

Aby mohly geny MHC hrát roli ve výběru partnera je potřeba, aby se nějakým způsobem projevíly tak, aby je jedinec opačného pohlaví byl schopen vnímat a rozlišovat. Předpokládá se, že by se projev MHC mohl odrazit v tělesné vůni nebo atraktivitě tváře.

Z řady studií vyplývá, že člověk je schopen rozlišit na základě tělesné vůně zda má jiný jedinec podobné či odlišné MHC geny. Otázkou však zůstává, jakým způsobem jsou molekuly MHC schopny tělesnou vůni ovlivnit. Existuje několik hypotéz, jak by k tomuto mohlo docházet.

Jednou z možností je, že MHC přímo ovlivňuje tělesnou vůni. Byly také nalezeny molekuly MHC v tělesných tekutinách jako jsou sliny, pot a moč (Wobst, 1998). V rozporu s touto hypotézou by mohlo být, že molekuly MHC jsou relativně velké a není je možné vnímat čichem (Havlicek & Roberts, 2009).

Další hypotéza říká, že by mohla být tělesná vůně ovlivněna peptidy, které jsou specificky vázány na MHC molekuly. Studie na myších ukázala, že jsou schopny vomeronasálním orgánem vnímat a rozlišovat peptidy, které se váží na MHC molekuly I. třídy (Leinders-Zufall, 2004). Další studie, která byla provedena také na myších dokonce ukázala, že jsou schopné vnímat MHC peptidové ligandy také hlavním čichovým orgánem (Spehr, 2006). V jiném výzkumu samice koljušek reagovaly na samčí pachové signály, ke kterým byly přidány tyto peptidy nebo s nimi bylo manipulováno v rámci místa, kde se váží na MHC molekuly (Milinski et al., 2005).

Třetí možnost je, že MHC molekuly vážou těkavé sloučeniny, které přenáší do apokrinních žláz (Havlicek & Roberts, 2009).

A za čtvrté, MHC molekuly mohou nepřímo ovlivnit tělesnou vůni tak, že ovlivňují spektrum symbiotických mikroorganismů na povrchu kůže. Podle přítomnosti nebo nepřítomnosti určitých mikroorganismů se pak odvíjí tělesná vůně každého člověka (Rennie et al., 1990)(Rennie et al., 1991).

### **3.2. MHC a výběr partnera**

Že geny MHC hrají roli v pohlavním výběru poprvé ukázala Yamazakiho studie na myších, ve které samci vykazovali preference pro samice s odlišnými geny MHC (Yamazaki, 1976). V dalších studiích se ukázaly tyto preference pro odlišné geny MHC i u jiných druhů, například u ještěrek (Olsson et al., 2003) , ryb (Landry et al., 2001) a ptáků (Richardson et al., 2005).

Jak je již psáno výše, heterozygotnost MHC genů přináší výhodu v podobě lepšího imunitního systému (Carrington et al., 1998), výběr partnera heterozygotního nebo odlišného v MHC genech by tedy mělo zajistit vyšší heterozygotnost v MHC genech potomků, což je pro jejich přežití důležité.

První studie zabývající se souvislostí mezi MHC geny a výběrem partnera u člověka se uskutečnila v roce 1995 (Wedekind et al., 1995). Ženy hodnotily atraktivitu mužů podle

tělesné vůně z triček, které muži měli na sobě po dobu dvou nocí. Ženy hodnotily jako příjemnější tělesné vůně mužů, kteří byli odlišnější v genech MHC. To se však projevilo pouze u žen, které neužívaly hormonální antikoncepci.

Poté následovala řada dalších studií zkoumajících atraktivitu tělesné vůně a tváře v souvislosti s MHC. Testovaly vliv míry sdílených MHC genů na atraktivitu, dále míru sdílení MHC genů u skutečných párů a také vliv heterozygotnosti na atraktivitu.

### **3.1.1. MHC a tělesná vůně**

Ve zkoumání atraktivity tělesné vůně pokračovali Wedekind a Füre (C Wedekind & Füre, 1997). Studie probíhala podobně jako ta předchozí z roku 1995 na základě hodnocení atraktivity tělesné vůně z triček, v této studii se však hodnocení účastnili i muži. Ženy neužívající hormonální antikoncepci a muži hodnotili jako atraktivnější vůni mužů a žen odlišných v MHC genech.

V další studii měly ženy vybírat nejpříjemnější vůni z šesti triček. Tělesná vůně mužů s odlišnými MHC geny byla ženám příjemnější než těch s podobnými MHC geny. Jako nejpříjemnější však ženy hodnotily vůni mužů, kteří uprostřed, co se týká sdílených MHC genů (Jacob et al. 2002). Především nízký počet hodnocených vzorků by mohl být v této studii omezením (Havlicek & Roberts, 2009).

Výsledky studie, ve které se hodnocení atraktivity tělesné vůně účastnili jak muži, tak ženy, zatímco u mužů byla nalezena preference pro MHC odlišné ženy, u žen se v této studii preference k MHC odlišnosti, na rozdíl od dvou dřívějších studií (Wedekind 1995, Wedekind & Füre 1997), neprokázala (Thornhill et al., 2003). Na rozdíl od dvou předchozích studií, z nichž preference žen pro MHC odlišnost vyšla, byly ženy v této, etnicky velmi rozrůzněné, což by mohlo mít na výsledek vliv, protože různé etnické skupiny se mohou lišit ve frekvencích MHC alel.

Santos a kolektiv ve výzkumu použili vatové tampony, které nosili muži po dobu pěti dní na hrudi a z kterých pak ženy hodnotily tělesnou vůni. Jako příjemnější hodnotily ženy tělesné vůně mužů, s nimiž sdílely méně MHC genů (Santos et al., 2005). Hodnocení se účastnilo také devět žen užívajících hormonální antikoncepci, to však nebylo ve výsledcích zohledněno, přestože by to mohlo výsledky ovlivnit.

Roberts a kolektiv ve svém výzkumu provedli stejný experiment, kdy ženy hodnotily atraktivitu tělesné vůně z triček. V tomto případě však hodnocení proběhlo dvakrát a to nejdříve ve folikulární fázi cyklu, přičemž žádná z žen neužívala hormonální antikoncepci, a

poté o 3 měsíce později. Z 97 žen, které se zúčastnily obou hodnocení 37 žen začalo po prvním hodnocení užívat hormonální antikoncepci. Preference pro MHC odlišnost v plodném období u žen neužívající hormonální antikoncepci tato studie nepotvrdila (Roberts et al., 2008).

### **3.1.2. MHC a atraktivita tváře**

Další studie se zaměřily na vliv MHC genů z hlediska vnímání atraktivity tváře. Následující dvě testovaly vliv sdílených MHC genů na atraktivitu tváře.

V první studii ženy hodnotily mužské tváře z fotografií. Ženám byly předloženy k hodnocení tři fotografie mužů podobných v MHC genech a tři fotografie mužů odlišných. Jako atraktivnější byli hodnoceni muži s podobným MHC a to zejména v kontextu dlouhodobého vztahu (Roberts et al., 2005). Ve srovnání s ostatními studiemi týkající se MHC, které ve většině vyšly ve prospěch MHC odlišnosti je to výsledek ojedinělý.

V druhé studii ženy hodnotily mužské tváře na škále 1-10 a nebyl zde nalezen vliv sdílených MHC genů na atraktivitu (Thornhill et al., 2003).

#### **• heterozygotnost v MHC genech**

V dalších studiích se vědci zabývali také atraktivitou tváře, ale v souvislosti s heterozygotností v MHC genech. Thornhill a kolektiv vliv heterozygotnosti na atraktivitu tváře nenalezli a to jak v případě žen tak i mužů (Thornhill et al., 2003).

Jiná studie testovala pouze ženské tváře a výsledek byl stejný jako u té předchozí, tedy že nebyl nalezen vztah mezi heterozygotností a atraktivitou (Coetzee et al., 2007).

Naopak v Robertsově studii se vliv heterozygotnosti objevil. Ženy hodnotily fotografie mužů, kteří byli heterozygotní ve třech lokusech jako více atraktivní než fotografie mužů heterozygotních pouze ve dvou nebo v jednom lokusu (Roberts et al., 2005). V protichůdně vycházejících výzkumech Robertse a Thornhilla byly rozdíly v metodologii, co se týká určení genotypu hodnotitelů, nicméně na tom nemusí hodnocení heterozygotnosti záviset. Navíc ve studii Thornhilla se neuvádí jakým způsobem byly tváře prezentovány a také vzorek tváří se vyznačoval vyšší etnickou heterogenitou, což by také mohlo mít vliv na výsledky (Havlicek & Roberts, 2009). V druhém testu bylo navíc vyloučeno, že by hodnocení atraktivity heterozygotů bylo ovlivněno mírou sdílených MHC genů.

V další studii se ukázalo, že MHC heterozygotnost hraje roli, pouze pokud jde o ženské preference (Lie et al., 2008). Zde bylo navíc testováno, zda se projeví preference pro heterozygotnost i pro jiné než MHC geny, výsledkem byla preference pouze, co se týká MHC. Dále se autoři zabývali tím, jestli existuje vztah mezi MHC heterozygotností a reprodukčním úspěchem. Testovali to tím způsobem, že porovnávali MHC variabilitu s počtem sexuálních partnerů. Výsledkem bylo, že u žen MHC variabilita předpovídala počet sexuálních partnerů, tedy ženy více heterozygotní v MHC genech uváděly více sexuálních partnerů, ovšem v případě mužů tento vztah neplatil (Lie et al., 2010). Stejní autoři se také zaměřili na vztah mezi genetickou variabilitou a zdravotním stavem jedince. Ukázalo se, že s variabilitou v MHC genech zdravotní vztah souvisí a s vyšší variabilitou v MHC genech je lepší zdravotní stav. Naopak s celkovou genetickou variabilitou zdravotní stav nesouvisel (Lie et al., 2009).

Zatímco výzkumy týkající se tělesné vůně vycházely většinou ve prospěch preferencí k MHC odlišnosti, výzkumy atraktivity tváře vycházely naopak. Na základě některých studií by se výběr v souvislosti s MHC mohl odrazit i ve vnímání atraktivity tváře, tyto studie jsou však v menšině

### **3.1.3. Míra sdílení MHC genů u skutečných párů**

Následující výzkumy se zaměřily na sdílení MHC genů v již existujících párech. První výzkum se netýkal primárně tohoto problému, ale jako vedlejší produkt tohoto výzkumu nebyl nalezen vztah mezi MHC geny a výběrem partnera (Pollack et al., 1982). Nicméně vzorek obsahoval pouhých 61 párů, což je velmi málo. V dalším výzkumu už byl vzorek větší, a to 1017 párů. Páry sdílely více MHC genů než by se dalo předpokládat v případě asortativního párování (Rosenberg et al., 1983). Jak uvádí samotní autoři, vysvětlením pro takové výsledky by mohlo být, že vzorek byl rasově a etnicky různorodý a asortativní párování uvnitř každé skupiny by mohlo být příčinou. Následovaly studie zahrnující 826 švédských párů (Nordlander, 1983), přibližně 500 párů z kavkazské populace (Jin et al., 1995), 183 párů z Uruguaye (Sans et al., 1994) a 450 párů z Japonska (Ihara et al., 2000). Tyto studie neprokázaly žádnou odchylku od náhodného párování. Ober a kolektiv provedl výzkum na 411 párech z Hutteritské komunity. Výsledkem tohoto výzkumu byla odlišnost v genech MHC u pozorovaných párů (Ober et al., 1997). Naproti tomu studie, již se zúčastnilo 194 párů z 11 indiánských kmenů z Jižní Ameriky, neprokázala tyto preference pro partnery

odlišné v MHC (Hedrick & Black, 1997). V dalších dvou studiích na rozdíl od předchozích nejsou páry z oblastí, kde je životní styl ovlivněn různými vlivy moderního světa. Další studie se účastnilo 30 nigerijských párů a 44 párů z Utahu. Studie zkoumala jak odlišnost v MHC genech tak v celkovém genotypu. Nigerijské páry nebyly nijak zvlášť odlišné v MHC, než v případě náhodného párování a stejně tak v celkovém genotypu si byli spíše podobní. V případě amerických párů byly výsledky opačné, tedy že sdílely méně MHC genů, než v případě náhodného párování a v celkovém genotypu se také spíše lišily. To by odpovídalo možnosti, že odlišnost v MHC genech je důsledkem preferencí a výběru partnera s celkově odlišným genotypem (Chaix et al., 2008). Další studie provedená, jíž se účastnily izraelské páry, zkoumala, zda budou mít skutečné páry více sdílených genů MHC než fiktivní. V další studii, které se účastnily skutečné izraelské páry, tyto páry sdílely více MHC alel, než fiktivní páry v kontrolní skupině (Israeli et al., 2014). Studie z roku 2006 poukazuje na behaviorální aspekty související s mírou sdílených genů MHC. Výsledkem bylo, že sdílení vyššího počtu MHC genů negativně ovlivňuje citlivost ženy ke svému partnerovi a snižuje spokojenost, co se týká sexuálního života. Také ženy uváděly častější vztahy s jinými muži, než je jejich současný partner (Garver-Apgar et al., 2006).

Vědci mají z hlediska zkoumání role MHC v partnerských preferencích a pohlavním výběru široké pole působnosti a velká různorodost z hlediska toho, co je možné testovat tomu odpovídá. Je proto složité vyvodit z výsledků jednoznačný závěr. Z výsledků studií je zřejmé, že MHC roli v preferencích a pohlavním výběru hraje, nicméně je potřeba se i nadále věnovat zkoumání v této oblasti pro objasnění rozsahu a důležitosti role MHC v preferencích. Za předpokladu, že by se jednalo o zásadní adaptivní mechanismus v partnerských preferencích a výběru, sloužící ke zvýšení reprodukčního úspěchu a důležitý také například pro zdraví potomků, mohly by být problémem různé faktory moderní společnosti jako je hormonální antikoncepce nebo parfémy, které by toto mohly narušit.

## **4. Menstruační cyklus**

Menstruační cyklus u většiny žen trvá 25 – 30 dní, nejběžněji 28 dní. Délka cyklu se neliší pouze mezi jednotlivými ženami, ale může kolísat i u jedné ženy v rámci různých cyklů. Za začátek menstruačního cyklu je označován první den menstruačního krvácení. Menstruační cyklus můžeme rozdělit do čtyř fází – folikulární, ovulační, luteální fáze a menstruace.

V průběhu cyklu dochází k cyklickému kolísání hladin hormonů a k morfologickým a fyziologickým změnám. Fungování menstruačního cyklu je zajištěno souhrou tří hlavních orgánů – hypotalamu, hypofýzy a ovaria (Cibula a kol., 2002).

#### **4.1. Průběh menstruačního cyklu a hormonální regulace**

2-3 dny před menstruací dochází k vzestupu hladiny FSH, který je zodpovědný za vývoj pozdních stadií oocytů v ovariu, které jsou citlivé ke změnám koncentrace gonadotropinů. Gonadotropiny FSH a LH produkují specializované buňky – gonadotrofy, nacházející se v předním laloku hypofýzy. Působením FSH zůstává skupina rychle se vyvíjejících antrálních folikulů a ostatní zanikají. V těchto folikulech se množí granulózové buňky, ty se účastní v syntéze steroidních hormonů a tak jsou zdrojem zvyšující se koncentrace estrogenů a nižší hladiny progesteronu. Působením negativní zpětné vazby se snižuje sekrece gonadotropinů a jejich koncentrace klesá. Jeden dominantní folikul se vyvíjí ve zralý Graafův folikul a ostatní zanikají. Dominantní folikul produkuje estradiol, jehož koncentrace se zvyšuje a v polovině cyklu dosahuje hladiny potřebné pro vyvolání pozitivní zpětné vazby a stimuluje tak vzestup koncentrace luteinizačního hormonu (LH) a v menší míře i FSH, což je nezbytné pro ovulaci. Po dosažení LH vrcholu se spustí řada morfologických a biochemických změn, v jejichž důsledku se uvolní oocyt z Graafova folikulu, z něhož po ovulaci vzniká žluté tělísko. Ve žlutém tělísku během luteální fáze stoupá pod vlivem luteinizačního hormonu produkce progesteronu, v menší míře estradiolu. Vysoký poměr hladin progesteronu a estradiolu způsobí inhibici sekrece gonadotropinů, především na úrovni hypotalamu. Žluté tělísko zaniká, snižuje se produkce steroidních hormonů progesteronu a estradiolu, následkem toho nastanou morfologické změny endometria vedoucí k odloučení jeho funkční vrstvy a k menstruaci. Koncentrace FSH opět stoupá a umožňuje tak nástup nové kohorty rostoucích folikulů, čímž se zahájí nový cyklus. (Buffet et al., 1998) (Cibula a kol., 2002).

Pro shrnutí tedy hladiny hormonů v průběhu vypadají následovně - v první fázi, kdy dochází k menstruačnímu krvácení jsou hladiny ženských pohlavních hormonů, estrogenů a progesteronu, nízké. Ve folikulární fázi je hladina progesteronu nízká a folikulostimulační hormon podporuje vzestup hladiny estrogenů, která dosahuje vrcholu v období ovulace. V luteální fázi hladina estrogenů klesá, zatímco hladina progesteronu stoupá.

Dále je také u žen produkován vaječníky a kůrou nadledvin testosteron, steroidní hormon patřící mezi androgeny, který podporuje vznik maskulinních znaků, ale také zvyšuje



sexuální touhu a u obou pohlaví jeho hladiny kolísají v průběhu dne (Mazur & Booth, 1998).

Výsledky řady výzkumů prokázaly, že kolísající hladiny steroidních hormonů v průběhu cyklu ovlivňují sexuální chování a partnerské preference žen (review viz Klapilová et al., 2012). Co se týká sexuálního chování žen, na základě fyziologických měření byla prokázána zvýšená vzrušivost a výskyt sexuálních fantazií v období ovulace oproti ostatním fázím cyklu (review viz Klapilová et al., 2012). O změnách partnerských preferencí v důsledku kolísání hormonálních hladin je více rozepsáno v následující kapitole.

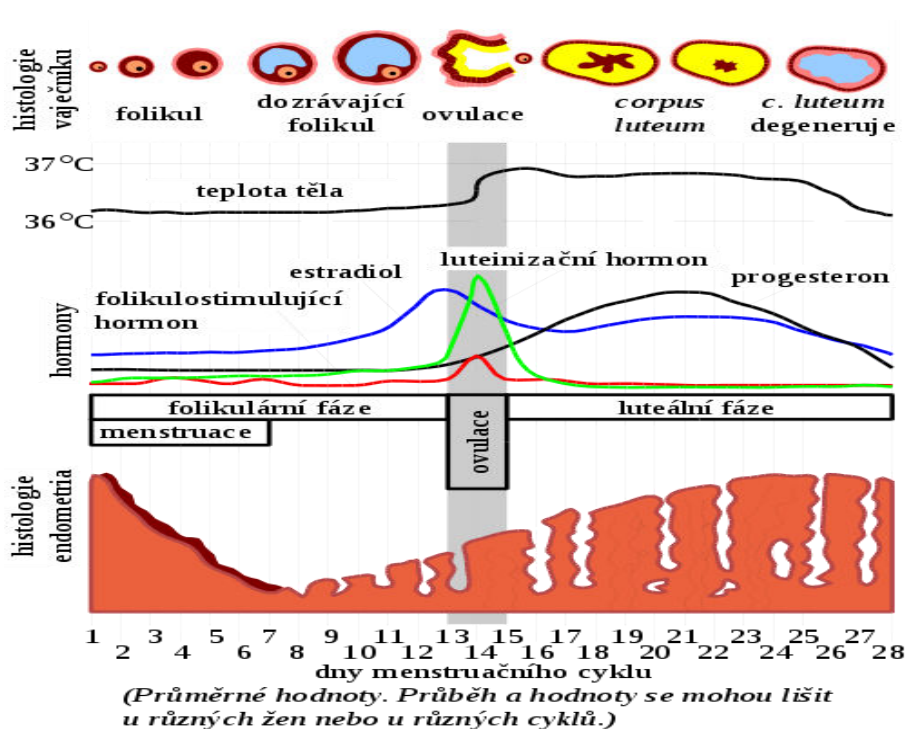


Schéma průběhu menstruačního cyklu a hormonálních hladin

Převzato: <http://www.genetika-biologie.cz/menstruacni-ovarialni-cykus>

## 4.2. Duální ženská sexualita

Z evoluční perspektivy je pro ženy klíčové nalézt muže geneticky kvalitního, který předá co nejlepší geny jejím potomkům a zároveň zajistit dostatek zdrojů potřebných k reprodukci a péči o potomstvo (Pillsworth & Haselton, 2006). Ideálním řešením by bylo najít muže, který splňuje oba tyto předpoklady, to však není vždy možné. Možností jak by ženy mohly tento problém vyřešit by mohlo být vytvoření a udržení dlouhodobého vztahu s mužem, který poskytne potřebné zdroje a získání dobrých genů prostřednictvím mimopárového pohlavního styku (Greiling & Buss, 2000).

Zatímco partnera, který investuje do potomstva, lze získat kdykoliv v průběhu cyklu,

dobré geny pro potomky je možné získat pouze v plodném období blízko ovulace, proto teorie o duální ženské sexualitě předpokládá, že preference pro dobré geny budou v plodné fázi vyšší než jindy (Pillsworth & Haselton, 2006). Hypotéza duální ženské sexuality se týká nejenom preferencí, ale také změn v sexuálním chování žen v různých fázích cyklu.

#### **4.3. Změny preferencí v průběhu menstruačního cyklu**

Tématem měnicích se preferencí v průběhu menstruačního cyklu se zabývala řada studií. Většina studií prokázala, že se preference v průběhu cyklu mění a to tak, že v plodné fázi cyklu je pozorován posun k preferencím znaků poukazujících na genetickou kvalitu jedince (Gangestad & Thornhill 2008), což je v souladu s již zmíněnou hypotézou dobrých genů a hypotézou duální ženské sexuality, z nichž vyplývá, že je výhodné pro potomstvo získat kvalitní geny a to je možné pouze v plodném období cyklu, tedy preference pro znaky genetické kvality by měly být právě a hlavně v tomto období a mimo plodné období se soustředit spíše na znaky výhodné pro dlouhodobé partnerství a rodičovství.

Vědci se ve svých výzkumech dívali na ženské preference pro různé ukazatele dobrých genů, jako je například tělesná symetrie nebo maskulinita v různých obdobích cyklu. Většina studií pouze porovnávala preference mezi plodnou a neplodnou fází cyklu.

Výzkumy zabývající se vnímáním atraktivity skrze tělesnou vůni ukázaly, že pro ženy, které byly v období nejvyšší plodnosti, byly atraktivnější tělesné vůně symetričtějších mužů (Gangestad & Thornhill, 1998) (Thornhill, 1999) (Rikowski & Grammer, 1999). Thornhill a kolektiv našli preference pro symetrické muže i v neplodném období cyklu, ale i přesto byly v plodném období preference vyšší (Thornhill et al., 2003). V další studii ženy hodnotily jako více atraktivní symetričtější tváře v plodném období než mimo něj a navíc zde byl nalezen rozdíl v preferencích z hlediska typu vztahu, kdy se posun v preferencích ukázal jen v kontextu krátkodobého vztahu (Little et al., 2007). Nicméně ne všechny studie prokázaly změny preferencí pro symetrii v průběhu cyklu, Koehler a kol. nenašli rozdíl v preferencích pro symetrii obličeje mezi plodným a neplodným obdobím (Koehler et al., 2002) (Koehler & Simmons, 2006). Autoři další studie, která nepotvrdila posun s v preferencích pro symetrii obličeje (Cardenas & Harris, 2007) zmiňují možná vysvětlení, proč pro symetrii obličeje změny nenašli. Že byl posun v preferencích nalezen například pro maskulinu tváře nebo

hlasu jakožto znaky související s testosteronem a ne u symetrie, autoři vysvětlují tak, že možná tyto znaky jsou při výběru důležitější a rozhodující spíše než symetrie. Nicméně co se týká tělesné vůně symetrických mužů, tam posun v preferencích pozorován byl, je tedy možné, že v tělesné vůni se lépe projeví zdravotní stav a fitness jedince nebo, že pro smyslové vnímání je jednodušší rozeznat tyto ukazatele čichem než zrakem.

V jiných výzkumech ženy v plodném období preferovaly více maskulinní muže než v neplodné fázi (Penton-Voak et al., 1999) (Penton-Voak & Perrett, 2000) (Johnston & Grammer, 2001) a v jednom z nich, ve kterém bylo rozlišené hodnocení pro dlouhodobý a krátkodobý vztah dokonce ženy hodnotily jako atraktivnější maskulinní muže jen pokud šlo o krátkodobý vztah a v případě dlouhodobého se preference neměnily (Penton-Voak et al., 1999). Christine R. Harris, jejíž studie zahrnovala větší počet participantů, než dvě předchozí studie (Penton-Voak a kolektiv) dohromady, naproti tomu nenašla ve své studii preference pro maskulinitu v plodném období (Harris, 2011). Po kritice, že větší část vzorku v této studii byly ženy nad 30 let a byly následně vyjmuty a testovány byly jen ženy mladší třiceti let, přesto nebyl opět posun v preferencích nalezen (Harris, 2013). Peters a kolektiv testovali preference jak pro maskulinitu tváře i těla, tak pro symetrii a ani u jedné z modalit nenalezli posun v preferencích. Podle autorů použili metody, které by s největší pravděpodobností cyklické posuny objevily, konkrétně využili hodnocení v kontextu krátkodobého vztahu, dále brali v potaz vztahový status žen a zda je žena v plodném či neplodném období zjišťovali pomocí testu ovulace. Navíc v této studii na rozdíl od předchozích, které změny v preferencích našly, nebyly fotografie hodnocených objektů počítačově manipulované směrem k maskulinitě nebo femininitě (Peters et al. 2009). Další studie prokázala silnější preference pro maskulinitu těla v plodném období, než v období neplodném. ( Little et al., 2007). Také maskulinní hlasy jsou pro ženy více atraktivní během plodného období (Feinberg et al., 2006) (Puts, 2005). Pozdější studie, která se zabývala ženskými preferencemi pro femininní nebo maskulinní mužské tváře také rozdělovala hodnocení v kontextu krátkodobého a dlouhodobého vztahu. Pokud šlo o krátkodobý vztah ukázaly se jako vyšší preference pro maskulinitu a navíc vykazovaly vyšší preference pro maskulinitu zadané ženy oproti nezadaným (Little, 2002).

Ve dvou studiích vyšlo, že ženy vnímají vůni androsterolu a androstenonu v době ovulace jako příjemnější než v jiných obdobích cyklu (Hummel et al., 1991) (Grammer,

1993). Tyto látky jsou přítomny v potu a jsou také zodpovědné za pohlavní rozdíly v potu žen a mužů, jelikož u mužů je jejich koncentrace vyšší (Brooksbank et al., 1974). Ve studii, která se zabývala atraktivitou mužské tělesné vůně v souvislosti s hladinami steroidních hormonů se ukázala preference pro muže s vysokou hladinou kortizolu, změny preferencí v průběhu cyklu se ale neprokázaly (Rantala et al., 2006).

Dále vyšlo najevo, že ženy v období ovulace vnímají dominantně se projevující muže jako atraktivní pokud jde o krátkodobý vztah (Gangestad & Christensen, 2004) a také vnímají tělesnou vůni dominantních mužů jako atraktivnější než mimo plodné období (Havlicek, 2005). Obdobné jsou výsledky studie zabývající se preferencemi pro tělesnou výšku mužů, která také ukázala na silnější preference pro vyšší muže v kontextu krátkodobého vztahu (Pawlowski & Jasienska, 2005).

Také některými mentálními vlastnostmi, které jsou považovány za ukazatele biologické zdatnosti a dobrých genů byly předmětem výzkumů změn preferencí v průběhu cyklu. Ukázalo se, že v plodném období se zvyšují preference pro kreativitu (Haselton & Miller, 2006). Také co se týká inteligence, pokud je brána jako indikátor dobrých genů, by se dalo předpokládat, že budou preference pro inteligentní muže silnější v kontextu krátkodobého vztahu a v plodném období, to se ovšem nepotvrdilo (Gangestad et al., 2007)

Výsledky studií, které ukazují na posun k silnějším preferencím znaků genetické kvality v plodné fázi cyklu a v kontextu krátkodobého vztahu tedy teorii o duální ženské sexualitě podporují. To, že se posun v preferencích ukázal v mnohem větší míře v kontextu krátkodobého vztahu naznačuje, že by se mohlo jednat o jakousi adaptaci na vyhledání a získání geneticky kvalitního muže pro mimopárový sex. Posun nebyl pozorován pouze v preferencích, ale také co se týká sexuální touhy a zájmu žen o jiné muže, než je jejich stálý partner, v plodné fázi (Gangestad et al., 2002). Navíc bylo zjištěno, že ženy, které jsou v dlouhodobém vztahu, preferují v plodné fázi znaky genetické kvality, například tělesnou vůni dominantních mužů (Havlicek et al., 2005), více než nezadané ženy.

Zájem žen o jiné muže v plodném období cyklu je závislý také na tom, jaký je jejich stálý partner. Ženy, jejichž partneři jsou spíše asymetrickými vykazují zvýšený zájem o jiné muže, zatímco pro ženy se symetrickými partnery toto neplatí (Gangestad et al., 2005)

Výzkumy zabývající se tématem změn preferencí v průběhu cyklu jsou velmi různorodé, předmětem zkoumání jsou různé modalities, u kterých je hodnocena jejich

atraktivita, a ty jsou navíc vnímány různými smyslovými orgány, což by mohlo vysvětlovat, že někdy nebyly prokázány změny v preferencích a je možné, že ne pro všechny znaky platí změny preferencí v průběhu cyklu, jak to předpokládá teorie dobrých genů.

Vzrůstající počet výzkumů poukazujících na změny v preferencích žen během menstruačního cyklu, tedy na posun k preferencím pro maskulinní znaky, ať už morfologické nebo behaviorální, v plodném období, přiměl vědce se více soustředit na hormonální mechanismy, které by mohly stát za těmito změnami v preferencích.

Výzkum Jonese a kol. ukázal, že ženské preference pro femininní tváře byly nejsilnější v těch dnech cyklu, ve kterých se předpokládají nejvyšší hladiny progesteronu (Jones, et al., 2005). Všechny ženy, které se účastnily testování uvedly informace o jejich poslední menstruaci a potvrdily, že jejich menstruační cyklus je pravidelný. Dále neužívaly hormonální antikoncepci a nebyly těhotné. Na základě údajů o poslední menstruaci se určily předpokládané hladiny hormonů, estrogenu a progesteronu. Mezi odhadovanou hladinou estrogenu a hodnocením pohlavně dimorfických znaků nebyl nalezen žádný vztah.

Také se ukázala být odhadovaná vysoká hladina progesteronu spojena s preferencemi pro méně maskulinní mužské hlasy, na rozdíl od nižší hladiny progesteronu, kdy ženy preferovaly více maskulinní hlasy (Puts, 2006). Dřívější studie ukázala preference pro tváře tmavší pleti, v té fázi cyklu, kdy je hladina estrogenu vysoká a progesteronu nízká (Frost, 1994). Hladiny hormonů byly opět odvozeny od informací o menstruačním cyklu, které ženy uvedly. To by mohlo být pro tyto studie omezením. Bylo by lepším řešením získat přesnější údaje o hormonálních hladinách ze vzorků krve nebo slin.

Další studie již získávaly informace o hormonálních hladinách spolehlivější metodou ze vzorků slin. Welling a kolektiv se zaměřili na to, zda se budou lišit preference pro maskulinitu tváře ve dvou bodech menstruačního cyklu lišících se v hladinách testosteronu (Welling et al., 2007). Ukázalo se, že vyšší hladina testosteronu u žen je spojena s větší sexuální touhou (Riley, 2000), je tedy možné, že by mohl mít testosteron vliv také na preference pro maskulinitu. Výzkumu se účastnilo 70 žen, které neužívaly hormonální antikoncepci a nebyly těhotné. Uvedly informace o poslední a následující menstruaci a poskytly vzorky slin, z nichž se zjistily hladiny testosteronu. Ženy spíše preferovaly maskulinní mužské tváře, když byly jejich hladiny testosteronu nejvyšší. Mezi hladinami estradiolu a progesteronu a preferencemi pro maskulinitu zde nebyl nalezen žádný vztah. Ta sezení v rámci testování, která probíhala

v době, kdy byly hladiny testosteronu vysoké, byla vždy blíže k ovulaci, než ta, kdy byly hladiny testosteronu nízké.

Dále se ukázalo v jedné studii, že ženy s vyšší hladinou estradiolu hodnotily jako atraktivnější tváře mužů, kteří měli vyšší hladinu testosteronu, přičemž hodnotitelky byly testovány náhodně v různých obdobích cyklu (Roney & Simmons, 2008). A v následující studii byla opět nalezena pozitivní korelace mezi hladinou estradiolu u žen a preferencemi pro muže, kteří mají vyšší hladinu testosteronu. (Roney et al., 2011). Testování bylo rozděleno do dvou sezení v intervalu dvou týdnů, zvláště se pak autoři zaměřili na ženy, kterým vyšlo testování do tzv. fertilního okénka, tedy plodného období a zjistili, že v tomto případě vykazovaly silnější preference pro muže s vyšší hladinou testosteronu v porovnání s jejich druhým testováním. Vztah mezi hladinou estradiolu a hodnocením maskulinity tváře se v této studii neprokázal. Nicméně výše uvedené studie posun v preferencích pro maskulinní tváře ukázaly – např. (Penton-Voak et al., 1999) (Penton-Voak & Perrett, 2000) (Johnston & Grammer, 2001). Autoři zmiňují rozdíly v metodologii, které by mohly stát za různými výsledky studií, konkrétně rozdílná příprava hodnocených objektů, kdy v této studii byla maskulinita tváří určena na základě subjektivního hodnocení jednotlivých tváří, zatímco v jiných studiích byla maskulinita tváří určena na základě měření pohlavně dimorfních znaků. Dále také byly v této studii hodnoceny na jedné straně hodně maskulinní a na druhé málo maskulinní tváře, zatímco v jiných se využívalo hodnocení pomocí škály od nejméně po nejvíce maskulinní tvář.

Také maskulinní hlasy hodnotily ženy jako více atraktivní oproti femininním, když byly jejich hladiny estrogenu vysoké (Pisanski et al., 2014) V další studii se ukázala pozitivní korelace mezi hladinou testosteronu a atraktivitou tváře. To samé se ukázalo pro hodnocení ženských tváří z hlediska pohlavního dimorfismu u mužských tváří se však z tohoto hlediska výsledek neopakoval. Dále vyšla pozitivní korelace mezi poměrem hladin estradiolu a progesteronu a pohlavním dimorfismem tváře. Stejný byl výsledek pro atraktivitu ženských tváří, ne však mužských. (Wang et al., 2014).

V nedávné době byla provedena meta-analýza, jejíž výsledek prokázal existenci posunu v preferencích pro dobré geny v plodné fázi cyklu a v kontextu krátkodobého vztahu (Gildersleeve et al., 2014), nicméně jiná meta-analýza ze stejného roku vyšla přesně naopak a posun v preferencích neprokázala (Wood et al., 2014). Rozdílné výsledky by mohly spočívat

například v tom, že vzhledem k tomu, že autoři obou studií měli odlišná kritéria pro to jaké studie zařadit, meta-analýzy obsahovaly nezanedbatelnou část odlišných studií. Co se týká zpracování, tak se meta-analýzy také liší, zatímco ta první provedla analýzu pro celou škálu charakteristik a znaků, v druhé meta-analýze se soustředili na každý znak zvlášť. Gildersleeve a kolektiv navíc brali v úvahu také vztahový kontext, který také hraje roli ve výsledku jejich meta-analýzy, druhá meta-analýza však s kontextem vztahu vůbec nepracuje.

V minulém roce navrhli Havlíček a kolektiv alternativní interpretaci cyklických změn v průběhu cyklu. Alternativní je vzhledem k současné převládající myšlence evoluční psychologie, že tyto změny slouží v pohlavním výběru jako adaptace pro zvýšení reprodukčního potenciálu prostřednictvím výběru geneticky kvalitního jedince v době nejvyšší plodnosti. Autoři přišli se spandrelovou hypotézou. Jedná se o to, že pokud si muži vytvořili adaptivní preference pro ženy, které vykazují znaky potenciální fertility (primárně jsou to však preference pro ženy s vysokou hladinou estrogenu), tak atraktivita těchto znaků bude v průběhu cyklu kolísat. Změny preferencí v průběhu cyklu pak považuje za tzv. spandrel, tedy vedlejší produkt výše popsaného (Havlíček et al., 2015).

Výzkumy v této oblasti poskytují celkem nekonzistentní výsledky. Více různých znaků a charakteristik, které mohou hrát roli v preferencích a pohlavním výběru jistě neulehčují práci v tom jak nejlépe a správně provést výzkum z hlediska metodologie. U většiny studií jsou hodnocené objekty počítačově upravovány, což by mohlo mít vliv na výsledky, které by se v důsledku mohly lišit od fungování v reálném životě. Proto by bylo dobré v budoucích výzkumech brát toto v úvahu a počít k hodnocení spíše neupravené přirozené fotografie tváří a možná také upustit od hodnocení mezi dvěma objekty, ze kterých si hodnotitelka musí vybrat a počít více variabilní a svobodnější hodnocení například za pomoci škály. Navíc v širokém spektru znaků, více či méně považovaných za indikátory genetické kvality, není jednoduché se zorientovat, a tak i v různých výsledcích studií, je totiž možné, že ne pro každý tento znak budou z nějakého důvodu prokázány cyklické změny, například proto, že prostě ženy mohou vnímat různé znaky, různými smyslovými orgány s různou intenzitou nebo že nemají v pohlavním výběru všechny znaky stejnou důležitost a některé jsou spíše rozhodující než jiné. Přínosem je určitě přesunutí zájmu vědců z porovnání preferencí mezi různými fázemi cyklu také k hormonálním mechanismům, které by mohly změny v preferencích objasnit. Nicméně v tomto ohledu je studií velmi málo a budoucí práce by měly pokračovat tímto směrem. V neposlední řadě by měl být brán zřetel na alternativní přístupy některých vědců a nezůstávat při jednom jediném možném vysvětlení tohoto jevu, protože nejen různá

metodologie, ale i potenciální jiné vysvětlení existence cyklických změn by mohla stát za rozdílnými výsledky studií.

#### **4.4. Interindividuální rozdíly v preferencích žen**

Kromě kolísajících hladin pohlavních hormonů v průběhu cyklu, mohou také ovlivňovat preference průměrné hladiny těchto hormonů, které jsou u každé ženy individuální.

Bylo zjištěno, že ženy s nízkou průměrnou hladinou estrogenu vykazují největší posun v preferencích pro maskulinitu hlasu během cyklu, naopak ženy s vysokou průměrnou hladinou estrogenu vykazují posun nejnižší (Feinberg et al., 2006).

Welling a kolektiv zjistili, že ženy s nejvyšší hladinou estrogenu v pozdní folikulární fázi cyklu vykazovaly větší posun v preferencích směrem k více maskulinním mužským tvářím v době, kdy je hladina progesteronu relativně nízká, než ženy, u kterých je hladina estrogenu v pozdní folikulární fázi nízká (Welling et al., 2007). Tedy přesně opačná zjištění, než u předchozí studie s maskulinitou hlasu. V jiné studii byly ženy testovány v časně folikulární fázi a ty ženy s vyšší hladinou testosteronu preferovaly více maskulinní mužské tváře. Také pro hladinu estrogenu byla nalezena pozitivní korelace s maskulinitou tváře. Hladina progesteronu zde neměla na preference vliv (Bobst et al., 2014).

Nejen, že se tedy hladiny hormonů liší v různých fázích cyklu, ale také každá žena má různé průměrné hladiny hormonů, které mohou ovlivňovat jejich preference. Hormonální obraz každé ženy je tedy výsledkem cyklických změn v průběhu cyklu a průměrných hladin hormonů. Dalším podílejícím se faktorem může být také hormonální antikoncepce, jejím ovlivněním z hlediska preferencí se zabývá následující kapitola.

### **5. Vliv hormonální antikoncepce**

Řada výzkumů se v poslední době zaměřila na problematiku vlivu užívání hormonální antikoncepce na ženskou sexualitu a partnerské preference, kterým se věnuje tato práce. Výzkumy poukazují na určitou podobnost uživatelék hormonální antikoncepce a přirozeně cyklujících žen v luteální fázi nebo v prvních měsících těhotenství. Na základě těchto



výsledků se objevují spekulace, že by hormonální antikoncepce mohla ovlivnit kognitivní mechanismy v sexuálním chování a preferencích žen, které by mohly být z hlediska hledání vhodného partnera a reprodukce adaptivní. S tím souvisí další otázky, jakými jsou vliv na spokojenost ve vztahu a jeho stabilitu, úspěšnost početí nebo potratovost (review viz Klapilová et al., 2012).

## **5.1. Mechanismus fungování a druhy hormonální antikoncepce**

### **• Druhy hormonální antikoncepce**

Perorální hormonální antikoncepci můžeme rozdělit podle toho, zda obsahuje estrogen i progestin nebo pouze progestin na kombinovanou a progestinovou.

#### **• Kombinovaná antikoncepce**

Kombinovaná hormonální antikoncepce je nejčastějším typem. Tablety obsahují jak estrogen, tak progestin a dle jejich množství v jednotlivých tabletách. Nejběžnějším syntetickým estrogenem v kombinovaných přípravcích je v současnosti ethinylestradiol a jeho obsah v jedné tabletě je 15-50 µg, což je do velmi redukované množství ve srovnání s přípravky v minulosti, které obsahovaly třikrát až desetkrát více ethinylestradiolu. Redukcí se minimalizovaly negativní estrogení účinky. Podle dávky ethinylestradiolu rozdělujeme antikoncepci na přípravky s vysokou dávkou, nízkou dávkou a velmi nízkou dávkou ethinylestradiolu. Progestinů obsažených v různých přípravcích je více druhů, jednou skupinou jsou progestiny odvozené od 17 $\alpha$ -hydroxyprogesteronu, kam patří hlavně medroxyprogesteron-acetát a cyproteron-acetát. Progestiny druhé skupiny jsou odvozeny od 19-nortestosteronu. Další skupinu pak tvoří jako jediný nový gestagen drospirenon odvozený od 17 $\alpha$ -spirolaktonu. Dále rozdělujeme na jednofázovou, dvoufázovou a třífázovou. Jednofázová obsahuje ve všech tabletách stejné množství hormonů, dvoufázová má dle množství hormonů dva typy tablet a třífázová tři, přičemž hormony u třífázové jsou v tabletách rozloženy takovým způsobem, aby byl co nejvíce napodoben přirozený menstruační cyklus (Rivera., 1999) (Cibula a kol., 2002).

Kombinovaná hormonální antikoncepce funguje na principu inhibice ovulace. Antikoncepce působí na hypotalamus a adenohipofýzu a potlačuje sekreci gonadotropin – uvolňujícího hormonu (GnRH) z hypotalamu, čímž zamezí produkci folikulostimulačního hormonu (FSH) a luteinizačního hormonu (LH), nedochází tedy k růstu a vývoji folikulu ani

k ovulaci. Progestinová složka navíc mění charakter děložní sliznice, která se stane nereceptivní pro zahnízdění vajíčka. Také mění hustotu hlenu děložního hrdla, který je pak hůře prostupný pro spermie a tak ještě více zvyšuje spolehlivost antikoncepce (Rivera et al., 1999) (Cibula a kol., 2002).

#### • Progestinová

Progestinová antikoncepce obsahuje nejčastěji progestiny jako lynestrenol nebo desogestrel. Funguje především na tom principu, že mění charakter děložní sliznice, hustotu hlenu děložního hrdla a zpomaluje transport vajíčka vejcovodem. Do jisté míry působí i tak, že blokuje ovulaci, nicméně u většiny žen je toto působení nedostatečné. Novější přípravky s obsahem 75 µg desogestrelu jsou schopny inhibovat ovulaci (Rivera et al., 1999) (Cibula a kol., 2002).

## 5.2. Vliv hormonální antikoncepce na preference žen

Při užívání hormonální antikoncepce nedochází k přirozeným změnám hladin hormonů estrogeneru a progesteronu, tedy nedochází ani k ovulaci, nicméně v průběhu dne hladiny hormonů mohou kolísat v závislosti na tom, jak se uvolňují z antikoncepce. Užívání hormonální antikoncepce by tedy mohlo narušit změny v preferencích, sexuálním chování, ale také atraktivitě ženy, ke kterým dochází v průběhu přirozeného menstruačního cyklu. Výsledky studií poukazují na malý nebo žádný efekt v posunu preferencí u žen užívajících hormonální antikoncepci. Je potřeba brát v úvahu, že hormonální obraz žen tvoří jejich různé individuální hladiny hormonů a že různé antikoncepce obsahují také různé množství hormonů (review viz Klapilová et al., 2012).

První studie, která poukázala na možný vliv užívání hormonální antikoncepce byla studie C. Wedekinda, zabývající se souvislostí mezi mírou sdílení MHC genů a atraktivitou tělesné vůně (Wedekind et al., 1995). Ženy neužívající hormonální antikoncepci hodnotily jako příjemnější tělesnou vůni MHC odlišných mužů, zatímco uživatelkám hormonální antikoncepce byla příjemnější tělesná vůně MHC mužů s podobnými geny MHC. Následující studie také ukázala vliv užívání hormonální antikoncepce na vnímání atraktivity tělesné vůně. Ženy, které hormonální antikoncepci užívaly, preferovaly tělesnou vůni mužů podobných v genech MHC (Wedekind & Füre, 1997). Autoři v obou studiích zmiňují, že ženy pod vlivem

hormonální antikoncepce mají hormonální stav jako by byly těhotné a v tomto případě by takovéto preference sloužily k jinému účelu než je partnerský výběr a srovnávají to s poznatky u myší, které si vybírají MHC podobné partnery pro společné hnízdění (Manning, 1992) Další studie probíhala ve dvou sezeních, přičemž v prvním byly všechny ženy ve folikulární fázi cyklu a neužívaly hormonální antikoncepci a v druhém část z žen již tři měsíce antikoncepci užívala. Tento design studie se liší od předchozích, které pouze porovnávaly preference mezi různými ženami, uživatelkami nebo ženami, které hormonální antikoncepci neužívají. Tento design může odstranit vliv různých jiných faktorů než je hormonální antikoncepce na preference různých žen, který se v mezisubjektovém designu předchozích studií může projevit ve výsledcích. V této studii nebyly pozorovány preference pro MHC odlišné geny, nicméně u žen, které začaly užívat hormonální antikoncepci byl v druhém sezení pozorován posun směrem k MHC podobnosti (Roberts et al., 2008).

V nedávné studii ženy hodnotily atraktivitu mužských tváří (Little et al., 2013). Testování bylo rozděleno do dvou sezení, mezi kterými byl interval tři měsíce. Ženy byly ve dvou skupinách, z nichž jedna začala po prvním testování užívat hormonální antikoncepci. Podle očekávání došlo u žen, které užívaly antikoncepci, k poklesu v preferencích pro maskulinitu tváře ve srovnání s prvním sezením. U druhé skupiny ke změnám v preferencích nedošlo. Navíc autoři předpokládali, že vzhledem k rozdílům v preferencích u uživatelky a žen neužívajících hormonální antikoncepci, by mohly být nalezeny rozdíly v maskulinitě partnerů žen v závislosti na tom, jestli v době seznámení ženy užívaly hormonální antikoncepci nebo ne. Provedli proto další testování, kterého se zúčastnilo 85 párů, kde ženy uvedly, že neužívaly a 85 párů, kde ženy užívaly antikoncepci. Výsledky experimentu ukázaly, že partneři žen, které hormonální antikoncepci v době jejich seznámení neužívaly, byli více maskulinní (Little et al., 2013).

Dále se ukázalo, že uživatelky hormonální antikoncepce vykazují nižší preference pro maskulinní tváře a hlasy (Feinberg, 2008). Výzkumu se účastnili ženy i muži, celkem 1759 lidí, žen bylo 1213, z toho 120 žen užívalo hormonální antikoncepci. V jiném výzkumu se ukázalo, že ženy užívající hormonální antikoncepci nevykazují potenciálně adaptivní změny v preferencích v průběhu cyklu pro maskulinitu (Penton-Voak et al., 1999). Ve studii, kde se u žen ve fertilní fázi ukázaly zvýšené preference pro tělesnou vůni symetrických mužů, se naopak u uživatelky hormonální antikoncepce neprokázaly preference pro symetrické ani nesymetrické muže (Thornhill, 1999).

Preference pro zdravě vypadající tváře jsou silnější u žen během luteální fáze, než u žen v pozdní folikulární fázi cyklu. Takové zjištění by odpovídalo snaze vyhnout se infekci

v období, kdy je hladina progesteronu vysoká a tělo se připravuje na těhotenství. U těhotných žen a také u žen užívajících hormonální antikoncepci se ukázaly vyšší preference pro zdravě vypadající tváře (Jones et al., 2005).

Na vliv hormonální antikoncepce poukázala řada studií, nicméně většinou to byl vedlejší výsledek studií, které primárně testovaly něco jiného, později se však objevily studie zabývající přímo tímto problémem. Omezením by mohl být často malý počet participantek v těchto studiích a údaje o fázi cyklu získané přímo od nich, namísto pomocí jistě přesnějších fyziologických měření. Navíc je třeba vzít v úvahu, že ženy užívající a neužívající hormonální antikoncepci se mohou lišit ještě z různých jiných hledisek, například uživatelky uváděly, že měly vyšší počet partnerů než, ženy, které antikoncepci neužívaly (Little et al., 2002). Ženy se tedy mohou lišit v životním stylu a chování a hormonální účinky antikoncepce tak nemusí být jediným činitelem působícím na partnerské preference, proto je vhodné, aby budoucí studie pokračovaly s využitím vnitrosubjektového designu testování.

### **5.3. Kongruenční hypotéza**

Na základě výsledků studií o vlivu hormonální antikoncepce na partnerské preference se objevují spekulace o tom, zda by v případě ovlivnění reálné volby partnera mohla mít vliv na spokojenost ve vztahu a jeho stabilitu nebo na úspěšnost početí.

Na základě poznatků, že by mohla hormonální antikoncepce ovlivňovat partnerské preference a v důsledku toho i například spokojenost ve vztahu, vznikla kongruenční hypotéza, která tvrdí, že spíše než aktuální užívání hormonální antikoncepce by mohla mít na spokojenost vliv shoda v aktuálním a předchozím (konkrétně v době seznámení s partnerem a utváření vztahu) užívání hormonální antikoncepce. Kongruenční hypotéza předpokládá, že ženy, které v době seznámení s partnerem užívaly hormonální antikoncepci a v současné době ji neužívají a naopak, budou ve vztahu méně spokojené, tedy po změně v užívání klesne jejich spokojenost, protože jejich preference se vrátí do původního stavu (Roberts et al., 2013).

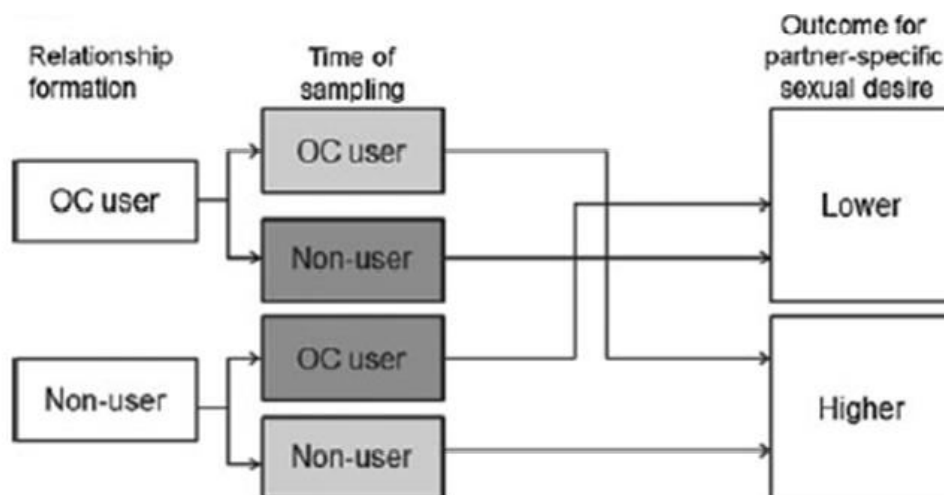


Schéma kongruenční hypotézy : Světle šedé rámečky znázorňují shodu v užívání, tmavě šedé znázorňují neshodné užívání v době seznámení a nyní, které předpokládá změnu v podobě snížení spokojenosti.

Převzato: (Roberts et al., 2013)

Roberts a kolektiv provedli výzkum, kterého se účastnily převážně americké, české a slovenské ženy. Autoři testovali vliv užívání hormonální antikoncepce v době seznámení s partnerem a následným vysazením na spokojenost v různých aspektech vztahu. Ženy, které v době seznámení užívaly hormonální antikoncepci a poté ji přestaly užívat, uváděly nižší spokojenost v sexuálním životě, nižší přitažlivost ke svému partnerovi a také hodnotily jeho tělo jako méně atraktivní oproti ženám, které v době seznámení i testování hormonální antikoncepci neužívaly. Ukázalo se však, že tyto ženy jsou více spokojené v jiných než sexuálních aspektech vztahu jako například s psychickou podporou ze strany partnera nebo s poskytováním finančních zdrojů (Roberts et al., 2012). Partnerství kde, žena v době seznámení užívala hormonální antikoncepci se méně rozpadala (237 ze 1004 partnerství se rozpadlo, to je 23,6%) než ta, kde žena v době utvoření vztahu neužívala hormonální antikoncepci (497 z 1491 partnerství se rozpadlo, to je 33,3%). Je možné, že výhody plynoucí z vlastností vhodných pro dlouhodobé partnerství převáží negativa spojená s méně geneticky kvalitním a kompatibilním partnerem, protože se tato partnerství statisticky méně rozpadala. Výsledky studie jsou v souladu s výzkumy partnerských preferencí a genetické odlišnosti v MHC, nicméně v této se míra genetické odlišnosti nezjišťovala.

Podle kongruenční hypotézy, tedy shody v užívání hormonální antikoncepce v době seznámení s partnerem a v současnosti, byla provedena také další studie pod vedením Craiga Robertse (Roberts et al., 2014). Oba z partnerů nezávisle na sobě uvedli jak jsou ve vztahu

spokojení a ženy uvedly informace o minulém a aktuálním užívání hormonální antikoncepce. Co se týká spokojenosti ze strany žen, výsledky byly opět jako u předchozí studie pro vyšší nespokojenost v sexuálním životě a naopak vyšší spokojenost celkově ve vztahu. Tento efekt platil jak v případě žen, které v době seznámení hormonální antikoncepci užívaly a poté i vysadili, tak v opačném případě, kdy ženy hormonální antikoncepci neužívaly a následně v průběhu vztahu ji užívat začaly. Tento výzkum zaměřil i na muže, u těch nebyl nalezen žádný efekt vlivu shody v užívání hormonální antikoncepce.

## 6. Závěr

Cílem práce bylo shrnout poznatky z dosavadních studií z dané oblasti. Z výzkumů zabývajících se vztahem steroidních hormonů a ženských preferencí nelze vyvodit jednoznačný závěr. Výsledky těchto studií jsou celkově nekonzistentní, nicméně předmětem studií na toto téma jsou často proměnné různého typu (maskulinita tváře/těla/hlasu, symetrie tváře, vůně symetrických mužů a další), což může být jistě příčinou různých výsledků. Cyklické změny v preferencích byly tak v řadě studií prokázány, nicméně nezanedbatelná část studií je naopak nepotvrdila. Celkem jednoznačným zjištěním je v rámci studií ukazující na preference pro znaky genetické kvality, že se objevují v kontextu krátkodobého vztahu a jsou silnější u zadaných žen, což je v souladu s hypotézou duální ženské sexuality. Budoucí výzkum by se měl intenzivněji zaměřit na jednotlivé znaky považované za indikátory genetické kvality, protože nekonzistentní výsledky mohou spočívat například v tom, že pro různé znaky, navíc také prezentované skrz různé smyslové vjemy, může platit různá důležitost v pohlavním výběru nebo je různá schopnost pro jejich vnímání z hlediska hodnotitele. Dále by měla pokračovat diskuze a zkoumání z hlediska toho čím vlastně tyto změny v průběhu jsou, zda jsou, jak navrhuji někteří vědci adaptivním mechanismem sloužícím ke zvýšení reprodukčního úspěchu nebo pouze vedlejším produktem jiného adaptivního mechanismu.

Z hlediska vlivu hormonální antikoncepce výsledky studií mluví ve prospěch toho, že antikoncepce ovlivňuje preference a to v tom smyslu, že narušuje z pohledu evoluční psychologie potenciálně adaptivní preference pro znaky genetické kvality v plodné fázi. Nicméně studií zabývajících se primárně tímto problémem není mnoho, budoucí výzkum by měl v tomto směru určitě pokračovat a navíc zohlednit jiné faktory, které sice mohou s hormonální antikoncepcí souviset, ale neprokazují její přímý vliv na preference, například možnost, že

ženy užívající hormonální antikoncepci se mohou lišit od žen neužívajících v jiných ohledech, například v jiném životním stylu, sociosexualitě a dalších.

Studie testující vliv hormonální antikoncepce na základě kongruenční hypotézy jsou zatím pouze dvě a obě potvrzují její předpoklad. Nicméně to opravdu není mnoho a bylo potřeba další výzkumy pro její jednoznačné potvrzení nebo vyvrácení této hypotézy.

## Seznam použité literatury

- Ask, H., Idstad, M., Engdahl, B., & Tambs, K. (2013). Non-random Mating and Convergence Over Time for Mental Health, Life Satisfaction, and Personality: The Nord-Trøndelag Health Study. *Behavior Genetics*, 43(2), 108–119. <http://doi.org/10.1007/s10519-012-9578-2>
- Bereczkei, T., Gyuris, P., Koves, P., & Bernath, L. (2002). Homogamy, genetic similarity, and imprinting; parental influence on mate choice preferences. *Personality and Individual Differences*, 33(5), 677–690. [http://doi.org/10.1016/S0191-8869\(01\)00182-9](http://doi.org/10.1016/S0191-8869(01)00182-9)
- Bobst, C., Sauter, S., Foppa, A., & Lobmaier, J. S. (2014). Early follicular testosterone level predicts preference for masculinity in male faces – But not for women taking hormonal contraception. *Psychoneuroendocrinology*, 41, 142–150. <http://doi.org/10.1016/j.psyneuen.2013.12.012>
- Brooksbank, B. W. L., Brown, R., & Gustafsson, J.-A. (1974). The detection of 5 $\alpha$ -androst-16-en-3 $\alpha$ -ol in human male axillary sweat. *Experientia*, 30(8), 864–865. <http://doi.org/10.1007/BF01938327>
- Buss, D. M., & Schmitt, D. P. (1993). Sexual Strategies Theory: An evolutionary perspective on human mating. *Psychological Review*, 100(2), 204–232. <http://doi.org/10.1037/0033-295X.100.2.204>
- CARDENAS, R., & HARRIS, L. (2007). Do women's preferences for symmetry change across the menstrual cycle? *Evolution and Human Behavior*, 28(2), 96–105. <http://doi.org/10.1016/j.evolhumbehav.2006.08.003>
- Carrington, M., Nelson, G. W., Martin, M. P., Kissner, T., Vlahov, D., Goedert, J. J., ... Brien, S. J. O. (1998). HLA and HIV-1 : Heterozygote, 283(March), 1748–1752.
- Coetzee, V., Barrett, L., Greeff, J. M., Henzi, S. P., Perrett, D. I., & Wade, A. A. (2007). Common HLA alleles associated with health, but not with facial attractiveness. *PLoS ONE*, 2(7), 1–8. <http://doi.org/10.1371/journal.pone.0000640>
- Feinberg, D. R., DeBruine, L. M., Jones, B. C., & Little, A. C. (2008). Correlated preferences for men's facial and vocal masculinity. *Evolution and Human Behavior*, 29(4), 233–241. <http://doi.org/10.1016/j.evolhumbehav.2007.12.008>
- Feinberg, D. R., Jones, B. C., Law Smith, M. J., Moore, F. R., DeBruine, L. M., Cornwell, R.



- E., ... Perrett, D. I. (2006). Menstrual cycle, trait estrogen level, and masculinity preferences in the human voice. *Hormones and Behavior*, 49(2), 215–222.  
<http://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2005.07.004>
- Feinberg, D. R., Jones, B. C., Little, A. C., Burt, D. M., & Perrett, D. I. (2005). Manipulations of fundamental and formant frequencies influence the attractiveness of human male voices. *Animal Behaviour*, 69(3), 561–568. <http://doi.org/10.1016/j.anbehav.2004.06.012>
- Felmlee, D. H. (2001). From appealing to appalling: Disenchantment with a romantic partner. *Sociological Perspectives*, 44(3), 263–280. <http://doi.org/10.1525/sop.2001.44.3.263>
- Frost, P. (1994). Preference for darker faces in photographs at different phases of the menstrual cycle: preliminary assessment of evidence for a hormonal relationship. *Perceptual and Motor Skills*, 79(1), 507–514. <http://doi.org/10.2466/pms.1994.79.1.507>
- Gangestad, S. W., Garver-Apgar, C. E., Simpson, J. A., & Cousins, A. J. (2007). Changes in women's mate preferences across the ovulatory cycle. *Journal of Personality and Social Psychology*, 92(1), 151–163. <http://doi.org/10.1037/0022-3514.92.1.151>
- Gangestad, S. W., Simpson, J. A., Cousins, A. J., Garver-Apgar, C. E., & Christensen, P. N. (2004). Women's Preferences for Male Behavioral Displays Change Across the Menstrual Cycle. *Psychological Science*, 15(3), 203–207. <http://doi.org/10.1111/j.0956-7976.2004.01503010.x>
- Gangestad, S. W., & Thornhill, R. (1998). Menstrual cycle variation in women's preferences for the scent of symmetrical men, (January).
- Gangestad, S. W., & Thornhill, R. (2008). Human oestrus. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, 275(1638), 991–1000. <http://doi.org/10.1098/rspb.2007.1425>
- Gangestad, S. W., Thornhill, R., & Garver, C. E. (2002). Changes in women's sexual interests and their partners' mate-retention tactics across the menstrual cycle: evidence for shifting conflicts of interest. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, 269(1494), 975–82. <http://doi.org/10.1098/rspb.2001.1952>
- Gangestad, S. W., Thornhill, R., & Garver-Apgar, C. E. (2005). Women's sexual interests across the ovulatory cycle depend on primary partner developmental instability. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272(1576), 2023–2027. <http://doi.org/10.1098/rspb.2005.3112>
- Gangestad, S. W. W., & Simpson, J. a. a. (2000). The evolution of human mating: trade-offs and strategic pluralism. *The Behavioral and Brain Sciences*, 23(4), 573–587; discussion 587–644. <http://doi.org/10.1017/S0140525X0000337X>
- Garver-Apgar, C. E., Gangestad, S. W., Thornhill, R., Miller, R. D., & Olp, J. J. (2006).

- Major Histocompatibility Complex Alleles, Sexual Responsivity, and Unfaithfulness in Romantic Couples. *Psychological Science*, 17(10), 830–835.  
<http://doi.org/10.1111/j.1467-9280.2006.01789.x>
- Gildersleeve, K., Haselton, M. G., & Fales, M. R. (2014). Do women's mate preferences change across the ovulatory cycle? A meta-analytic review. *Psychological Bulletin*, 140(5), 1205–1259. <http://doi.org/10.1037/a0035438>
- Grammer, K. (1993). 5- $\alpha$ -androst-16en-3 $\alpha$ -on: A male pheromone? A brief report. *Ethology and Sociobiology*, 14(3), 201–207. [http://doi.org/10.1016/0162-3095\(93\)90006-4](http://doi.org/10.1016/0162-3095(93)90006-4)
- Greiling, H., & Buss, D. M. (2000). Women's sexual strategies: the hidden dimension of extra-pair mating. *Personality and Individual Differences*, 28(5), 929–963.  
[http://doi.org/10.1016/S0191-8869\(99\)00151-8](http://doi.org/10.1016/S0191-8869(99)00151-8)
- Gyuris, P., J?rai, R., & Bereczkei, T. (2010). The effect of childhood experiences on mate choice in personality traits: Homogamy and sexual imprinting. *Personality and Individual Differences*, 49(5), 467–472. <http://doi.org/10.1016/j.paid.2010.04.021>
- Hamilton, W., & Zuk, M. (1982). Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? *Science*, 218(4570), 384–387. <http://doi.org/10.1126/science.7123238>
- Harris, C. R. (2011). Menstrual Cycle and Facial Preferences Reconsidered. *Sex Roles*, 64(9), 669–681. <http://doi.org/10.1007/s11199-010-9772-8>
- Harris, C. R. (2013). Shifts in Masculinity Preferences Across the Menstrual Cycle: Still Not There. *Sex Roles*, 69(9-10), 507–515. <http://doi.org/10.1007/s11199-012-0229-0>
- Haselton, M. G., & Miller, G. F. (2006). Women's fertility across the cycle increases the short-term attractiveness of creative intelligence. *Human Nature*, 17(1), 50–73.  
<http://doi.org/10.1007/s12110-006-1020-0>
- Havlicek, J., & Roberts, S. C. (2009). MHC-correlated mate choice in humans: A review. *Psychoneuroendocrinology*, 34(4), 497–512.  
<http://doi.org/10.1016/j.psyneuen.2008.10.007>
- Havlicek, J., Roberts, S. C., & Flegr, J. (2005). Women's preference for dominant male odour: effects of menstrual cycle and relationship status. *Biology Letters*, 1(3), 256–259.  
<http://doi.org/10.1098/rsbl.2005.0332>
- Havlíček, J., Cobey, K. D., Barrett, L., Klapilov??, K., & Roberts, S. C. (2015). The spandrels of Santa Barbara? A new perspective on the peri-ovulation paradigm. *Behavioral Ecology*, 26(5), 1249–1260. <http://doi.org/10.1093/beheco/arv064>
- Hedrick, P. W., & Black, F. L. (1997). HLA and Mate Selection: No Evidence in South Amerindians. *The American Journal of Human Genetics*, 61(3), 505–511.

<http://doi.org/10.1086/515519>

- Hillgarth, N., & Wingfield, J. C. (1997). Testosterone and Immunosuppression in Vertebrates: Implications for Parasite-Mediated Sexual Selection. In *Parasites and Pathogens* (pp. 143–155). Boston, MA: Springer US. [http://doi.org/10.1007/978-1-4615-5983-2\\_7](http://doi.org/10.1007/978-1-4615-5983-2_7)
- Hummel, T., Gollisch, R., Wildt, G., & Kobal, G. (1991). Changes in olfactory perception during the menstrual cycle. *Experientia*, 47(7), 712–715. <http://doi.org/10.1007/BF01958823>
- Chabbert Buffet, N., Djakoure, C., Maitre, S. C., & Bouchard, P. (1998). Regulation of the human menstrual cycle. *Frontiers in Neuroendocrinology*, 19(19), 151–186. <http://doi.org/10.1006/frne.1998.0167>
- Chaix, R., Cao, C., & Donnelly, P. (2008). Is mate choice in humans MHC-dependent? *PLoS Genetics*, 4(9), 1–5. <http://doi.org/10.1371/journal.pgen.1000184>
- Ihara, Y., Aoki, K., Tokunaga, K., Takahashi, K., & Juji, T. (2000). HLA and Human Mate Choice. Tests on Japanese Couples. *Anthropological Science*, 108(2), 199–214. <http://doi.org/10.1537/ase.108.199>
- Israeli, M., Kristt, D., Nardi, Y., & Klein, T. (2014). Genetic considerations in human sex-mate selection: Partners share human leukocyte antigen but not short-tandem-repeat identity markers. *American Journal of Reproductive Immunology*, 71(5), 467–471. <http://doi.org/10.1111/aji.12213>
- Jacob, S., McClintock, M. K., Zelano, B., & Ober, C. (2002). Paternally inherited HLA alleles are associated with women's choice of male odor. *Nature Genetics*, 30(2), 175–179. <http://doi.org/10.1038/ng830>
- Jin, K., Speed, T. P., & Thomson, G. (1995). Tests of Random Mating for a Highly Polymorphic Locus: Application to HLA Data. *Biometrics*, 51(3), 1064. <http://doi.org/10.2307/2533005>
- Johnston, V. S., Hagel, R., Franklin, M., Fink, B., & Grammer, K. (2001). Male facial attractiveness: evidence for hormone-mediated adaptive design. *Evolution and Human Behavior*, 22(4), 251–267. [http://doi.org/10.1016/S1090-5138\(01\)00066-6](http://doi.org/10.1016/S1090-5138(01)00066-6)
- Jones, B. C., Little, A. C., Boothroyd, L., DeBruine, L. M., Feinberg, D. R., Law Smith, M. J., ... Perrett, D. I. (2005). Commitment to relationships and preferences for femininity and apparent health in faces are strongest on days of the menstrual cycle when progesterone level is high. *Hormones and Behavior*, 48(3), 283–290. <http://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2005.03.010>
- Jones, B. C., Perrett, D. I., Little, A. C., Boothroyd, L., Cornwell, R. E., Feinberg, D. R., ...

- Moore, F. R. (2005). Menstrual cycle, pregnancy and oral contraceptive use alter attraction to apparent health in faces. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272(1561), 347–354. <http://doi.org/10.1098/rspb.2004.2962>
- Keller, M. C., Thiessen, D., & Young, R. K. (1996). Mate assortment in dating and married couples. *Personality and Individual Differences*, 21(2), 217–221. [http://doi.org/10.1016/0191-8869\(96\)00066-9](http://doi.org/10.1016/0191-8869(96)00066-9)
- Klapilová, K., Konečná, M., Weiss, P., & Havlíček, J. (2012). Vliv orální hormonální antikoncepce na ženskou sexualitu v evoluční perspektivě: Review. *Ceska a Slovenska Psychiatrie*, 108(1), 14–21.
- Koehler, N., Rhodes, G., & Simmons, L. W. (2002). Are human female preferences for symmetrical male faces enhanced when conception is likely? *Animal Behaviour*, 64(2), 233–238. <http://doi.org/10.1006/anbe.2002.3063>
- Koehler, N., & Simmons, L. W. (2006). Do Cyclic Changes in Women ' S Face Preferences Target Cues To Long – Term Health ?, 24(5), 641–656.
- Landry, C., Garant, D., Duchesne, P., & Bernatchez, L. (2001). “Good genes as heterozygosity”: the major histocompatibility complex and mate choice in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Proceedings of the Royal Society B Biological Sciences*, 268(1473), 1279–85. <http://doi.org/10.1098/rspb.2001.1659>
- Leinders-Zufall, T. (2004). MHC Class I Peptides as Chemosensory Signals in the Vomeronasal Organ. *Science*, 306(5698), 1033–1037. <http://doi.org/10.1126/science.1102818>
- Lie, H. C., Rhodes, G., & Simmons, L. W. (2008). Genetic diversity revealed in human faces. *Evolution*, 62(10), 2473–2486. <http://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00478.x>
- Lie, H. C., Rhodes, G., & Simmons, L. W. (2010). Is genetic diversity associated with mating success in humans? *Animal Behaviour*, 79(4), 903–909. <http://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.12.040>
- Lie, H. C., Simmons, L. W., & Rhodes, G. (2009). Does genetic diversity predict health in humans? *PLoS ONE*, 4(7). <http://doi.org/10.1371/journal.pone.0006391>
- Little, a C., Jones, B. C., Penton-Voak, I. S., Burt, D. M., & Perrett, D. I. (2002). Partnership status and the temporal context of relationships influence human female preferences for sexual dimorphism in male face shape. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, 269(1496), 1095–100. <http://doi.org/10.1098/rspb.2002.1984>
- Little, A. C., Burriss, R. P., Petrie, M., Jones, B. C., & Roberts, S. C. (2013). Oral contraceptive use in women changes preferences for male facial masculinity and is

- associated with partner facial masculinity. *Psychoneuroendocrinology*, 38(9), 1777–1785. <http://doi.org/10.1016/j.psyneuen.2013.02.014>
- Little, A. C., Jones, B. C., & Burriss, R. P. (2007). Preferences for masculinity in male bodies change across the menstrual cycle. *Hormones and Behavior*, 51(5), 633–639. <http://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2007.03.006>
- Little, A. C., Jones, B. C., Burt, D. M., & Perrett, D. I. (2007). Preferences for symmetry in faces change across the menstrual cycle. *Biological Psychology*, 76(3), 209–216. <http://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2007.08.003>
- Manning, C., Wakeland, E., & Potts, W. (1992). Communal nesting patterns in mice implicate MHC genes in kin recognition. *Nature*, 360(10), 40–46.
- Milinski, M., Griffiths, S., Wegner, K. M., Reusch, T. B. H., Haas-Assenbaum, A., & Boehm, T. (2005). Mate choice decisions of stickleback females predictably modified by MHC peptide ligands. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(12), 4414–4418. <http://doi.org/10.1073/pnas.0408264102>
- Møller, A. P., & Thornhill, R. (1998). Bilateral Symmetry and Sexual Selection: A Meta-Analysis. *The American Naturalist*, 151(2), 174–192. <http://doi.org/10.1086/286110>
- Nordlander, C., Hammarström, L., Lindblom, B., & Smith, C. I. E. E. (1983). No role of HLA in mate selection. *Immunogenetics*, 18(4), 429–431. <http://doi.org/10.1007/BF00372474>
- Ober, C., Weitkamp, L. R., Cox, N., Dytch, H., Kostyu, D., & Elias, S. (1997). HLA and mate choice in humans. *American Journal of Human Genetics*, 61, 497–504. <http://doi.org/10.1086/515511>
- Olsson, M., Madsen, T., Nordby, J., Wapstra, E., Ujvari, B., & Wittsell, H. (2003). Major histocompatibility complex and mate choice in sand lizards. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 270(Suppl\_2), S254–S256. <http://doi.org/10.1098/rsbl.2003.0079>
- Pablo Sandro Carvalho Santos, Juliano Augusto Schinemann, Juarez Gabardo, M. da G., & Bicalho, J. (2005). New evidence that the MHC influences odor perception in humans: a study with 58 Southern Brazilian students. *Hormones and Behavior*, 47(4), 384–388. <http://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2004.11.005>
- Pawlowski, B., & Jasienska, G. (2005). Women's preferences for sexual dimorphism in height depend on menstrual cycle phase and expected duration of relationship. *Biological Psychology*, 70(1), 38–43. <http://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2005.02.002>
- Penn, D. J. (2002, January). The scent of genetic compatibility: Sexual selection and the

- major histocompatibility complex. *Ethology*. <http://doi.org/10.1046/j.1439-0310.2002.00768.x>
- Penn, D. J., & Potts, W. K. (1999). The Evolution of Mating Preferences and Major Histocompatibility Complex Genes. *The American Naturalist*, 153(2), 145–164. <http://doi.org/10.1086/303166>
- Penton-Voak, I. ., & Perrett, D. . (2000). Female preference for male faces changes cyclically. *Evolution and Human Behavior*, 21(1), 39–48. [http://doi.org/10.1016/S1090-5138\(99\)00033-1](http://doi.org/10.1016/S1090-5138(99)00033-1)
- Penton-Voak, I. S., Perrett, D. I., Castles, D. L., Kobayashi, T., Burt, D. M., Murray, L. K., & Minamisawa, R. (1999). Menstrual cycle alters face preference. *Nature*, 399(6738), 741–742. <http://doi.org/10.1038/21557>
- Peters, M., Simmons, L. W., & Rhodes, G. (2009). Preferences across the menstrual cycle for masculinity and symmetry in photographs of male faces and bodies. *PLoS ONE*, 4(1), 1–7. <http://doi.org/10.1371/journal.pone.0004138>
- Pillsworth, E. G., & Haselton, M. G. (2006). Women’s sexual strategies: The evolution of long-term bonds and extrapair sex. *Annual Review of Sex Research*, 17, 59–100. <http://doi.org/10.1080/10532528.2006.10559837>
- Pisanski, K., Hahn, A. C., Fisher, C. I., DeBruine, L. M., Feinberg, D. R., & Jones, B. C. (2014). Changes in salivary estradiol predict changes in women’s preferences for vocal masculinity. *Hormones and Behavior*, 66(3), 493–497. <http://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2014.07.006>
- Pollack, M. S., Wysocki, C. J., Beauchamp, G. K., Jr, D. B., Callaway, C., & Dupont, B. (1982). Absence of HLA Association or Linkage for Variations in Sensitivity to the Odor of Androstenone. *Immunogenetics*, 15(6), 579–589.
- Potts, W. K., & Wakeland, E. K. (1990). Evolution of diversity at the major histocompatibility complex. *Trends in Ecology & Evolution*, 5(6), 181–187. [http://doi.org/http://dx.doi.org/10.1016/0169-5347\(90\)90207-T](http://doi.org/http://dx.doi.org/10.1016/0169-5347(90)90207-T)
- Pound, N., Penton-Voak, I. S., & Surridge, A. K. (2009). Testosterone responses to competition in men are related to facial masculinity. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, 276(1654), 153–159. <http://doi.org/10.1098/rspb.2008.0990>
- Puts, D. A. (2005). Mating context and menstrual phase affect women’s preferences for male voice pitch. *Evolution and Human Behavior*, 26(5), 388–397. <http://doi.org/10.1016/j.evolhumbehav.2005.03.001>
- Puts, D. A. (2006). Cyclic variation in women’s preferences for masculine traits: Potential

- hormonal causes. *Human Nature*, 17(1), 114–127. <http://doi.org/10.1007/s12110-006-1023-x>
- Rantala, M. J., Eriksson, C. J. P., Vainikka, A., & Kortet, R. (2006). Male steroid hormones and female preference for male body odor. *Evolution and Human Behavior*, 27(4), 259–269. <http://doi.org/10.1016/j.evolhumbehav.2005.11.002>
- Rennie, P. J., Gower, D. B., & Holland, K. T. (1991). In-vitro and in-vivo studies of human axillary odour and the cutaneous microflora. *The British Journal of Dermatology*, 124(6), 596–602. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2133.1991.tb04958.x>
- Rennie, P. J., Gower, D. B., Holland, K. T., Mallet, A. I., & Watkins, W. J. (1990). The skin microflora and the formation of human axillary odour. *International Journal of Cosmetic Science*, 12(5), 197–207. <http://doi.org/10.1111/j.1467-2494.1990.tb00535.x>
- Rhodes, G., Chan, J., Zebrowitz, L. a, & Simmons, L. W. (2003). Does sexual dimorphism in human faces signal health? *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, 270 Suppl , S93–5. <http://doi.org/10.1098/rsbl.2003.0023>
- Richardson, D. S., Komdeur, J., Burke, T., & von Schantz, T. (2005). MHC-based patterns of social and extra-pair mate choice in the Seychelles warbler. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272(1564), 759–767. <http://doi.org/10.1098/rspb.2004.3028>
- Rikowski, A., & Grammer, K. (1999). Human body odour , symmetry and attractiveness, (November 1998).
- Riley, A. (2000). Con trolled Studies on Wom en Pr esen ting w ith Sex ual Drive Disorder : I . En doctrine Status. *Journal of Sex & Marital Therapy*, 269–283.
- Rivera, R., Yacobson, I., & Grimes, D. (1999). The mechanism of action of hormonal contraceptives and intrauterine contraceptive devices. *American Journal of Obstetrics and Gynecology*, 181(5 I), 1263–1269. [http://doi.org/10.1016/S0002-9378\(99\)70120-1](http://doi.org/10.1016/S0002-9378(99)70120-1)
- Roberts, S. C., Cobey, K. D., Klapilová, K., & Havlíček, J. (2013). An Evolutionary Approach Offers a Fresh Perspective on the Relationship Between Oral Contraception and Sexual Desire. *Archives of Sexual Behavior*, 42(8), 1369–1375. <http://doi.org/10.1007/s10508-013-0126-9>
- Roberts, S. C., Gosling, L. M., Carter, V., & Petrie, M. (2008). MHC-correlated odour preferences in humans and the use of oral contraceptives. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1652), 2715–2722. <http://doi.org/10.1098/rspb.2008.0825>
- Roberts, S. C., Klapilova, K., Little, A. C., Burriss, R. P., Jones, B. C., DeBruine, L. M., ...

- Havlicek, J. (2012). Relationship satisfaction and outcome in women who meet their partner while using oral contraception. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1732), 1430–1436. <http://doi.org/10.1098/rspb.2011.1647>
- Roberts, S. C., Little, A. C., Burriss, R. P., Cobey, K. D., Klapilova, K., Havli ek, J., ... Petrie, M. (2014). Partner Choice, Relationship Satisfaction, and Oral Contraception: The Congruency Hypothesis. *Psychological Science*, 25(7), 1497–1503. <http://doi.org/10.1177/0956797614532295>
- Roberts, S. C., Little, A. C., Gosling, L. M., Jones, B. C., Perrett, D. I., Carter, V., & Petrie, M. (2005). MHC-assortative facial preferences in humans. *Biology Letters*, 1(4), 400–403. <http://doi.org/10.1098/rsbl.2005.0343>
- Roberts, S. C., Little, A. C., Gosling, L. M., Perrett, D. I., Carter, V., Jones, B. C., ... Petrie, M. (2005). MHC-heterozygosity and human facial attractiveness. *Evolution and Human Behavior*, 26(3), 213–226. <http://doi.org/10.1016/j.evolhumbehav.2004.09.002>
- Roney, J. R., & Simmons, Z. L. (2008). Women's estradiol predicts preference for facial cues of men's testosterone. *Hormones and Behavior*, 53(1), 14–19. <http://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2007.09.008>
- Roney, J. R., Simmons, Z. L., & Gray, P. B. (2011). Changes in estradiol predict within-women shifts in attraction to facial cues of men's testosterone. *Psychoneuroendocrinology*, 36(5), 742–749. <http://doi.org/10.1016/j.psyneuen.2010.10.010>
- Rosenberg, L. T., Cooperman, D., & Payn, R. (1983). HLA and mate selection. *Immunogenetics*, 17(1), 89–93. <http://doi.org/10.1007/BF00364292>
- Sans, M., Alvarez, I., Callegari-Jacques, S. M., & Salzano, F. M. (1994). Genetic similarity and mate selection in Uruguay. *Journal of Biosocial Science*, 26(03), 285–289. <http://doi.org/10.1017/S0021932000021374>
- Scheib, J. E., Gangestad, S. W., & Thornhill, R. (1999). Facial attractiveness, symmetry and cues of good genes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 266(1431), 1913–1917. <http://doi.org/10.1098/rspb.1999.0866>
- Spehr, M. (2006). Essential Role of the Main Olfactory System in Social Recognition of Major Histocompatibility Complex Peptide Ligands. *Journal of Neuroscience*, 26(7), 1961–1970. <http://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4939-05.2006>
- Štěrbová, Z., & Valentová, J. (2012). Influence of homogamy, complementarity, and sexual imprinting on mate choice. *Anthropologie*, L/1(January 2013), 47–59.
- Thiessen, D., & Gregg, B. (1980). Human assortative mating and genetic equilibrium: An



- evolutionary perspective. *Ethology and Sociobiology*, 1(2), 111–140.  
[http://doi.org/10.1016/0162-3095\(80\)90003-5](http://doi.org/10.1016/0162-3095(80)90003-5)
- Thornhill, R. (1999). The Scent of Symmetry A Human Sex Pheromone that Signals Fitness? *Evolution and Human Behavior*, 20(3), 175–201. [http://doi.org/10.1016/S1090-5138\(99\)00005-7](http://doi.org/10.1016/S1090-5138(99)00005-7)
- Thornhill, R., & Gangestad, S. W. (1993). Human facial beauty - Averageness, symmetry, and parasite resistance. *Human Nature*, 4(3), 237–269.  
<http://doi.org/10.1007/BF02692201>
- Thornhill, R., Gangestad, S. W., Miller, R., Scheyd, G., McCollough, J. K., & Franklin, M. (2003). Major histocompatibility complex genes, symmetry, and body scent attractiveness in men and women. *Behavioral Ecology*, 14(5), 668–678.  
<http://doi.org/10.1093/beheco/arg043>
- Wang, H., Hahn, A. C., Fisher, C. I., DeBruine, L. M., & Jones, B. C. (2014). Women's hormone levels modulate the motivational salience of facial attractiveness and sexual dimorphism. *Psychoneuroendocrinology*, 50, 246–251.  
<http://doi.org/10.1016/j.psyneuen.2014.08.022>
- Wedekind, C., & Furi, S. (1997). Body odour preferences in men and women: do they aim for specific MHC combinations or simply heterozygosity? *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, 264(1387), 1471–1479. <http://doi.org/10.1098/rspb.1997.0204>
- Wedekind, C., Seebeck, T., Bettens, F., & Paepke, A. J. (1995). MHC-dependent mate preferences in humans. *Proceedings: Biological Sciences*, 260(1359), 245–249.  
<http://doi.org/10.1098/rspb.1995.0087>
- Welling, L. L. M., Jones, B. C., DeBruine, L. M., Conway, C. A., Law Smith, M. J., Little, A. C., ... Al-Dujaili, E. A. S. (2007). Raised salivary testosterone in women is associated with increased attraction to masculine faces. *Hormones and Behavior*, 52(2), 156–161.  
<http://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2007.01.010>
- Wisniewska, A., Pawlowski, B., & BOOTHROYD, L. (2007). Father–daughter relationship as a moderator of sexual imprinting: a facialmetric study. *Evolution and Human Behavior*, 28(4), 248–252. <http://doi.org/10.1016/j.evolhumbehav.2007.02.006>
- Wobst, B. (1998). Molecular forms of soluble HLA in body fluids: potential determinants of body odor cues. *Genetica*, 104(3), 275–283. <http://doi.org/10.1023/A:1026487421626>
- Wood, W., Kressel, L., Joshi, P. D., & Louie, B. (2014). Meta-Analysis of Menstrual Cycle Effects on Women's Mate Preferences. *Emotion Review*, 0(0), 1–21.  
<http://doi.org/10.1177/1754073914523073>

- Yamazaki, K. (1976). Control of mating preferences in mice by genes in the major histocompatibility complex. *Journal of Experimental Medicine*, 144(5), 1324–1335. <http://doi.org/10.1084/jem.144.5.1324>
- Zahavi, A. (1975). Mate selection-A selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology*, 53(1), 205–214. [http://doi.org/10.1016/0022-5193\(75\)90111-3](http://doi.org/10.1016/0022-5193(75)90111-3)